GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE.

ERSTER BAND.

GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

VON

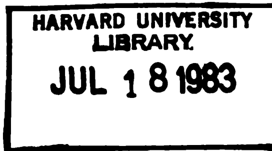
WILHELM WUNDT,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG.

ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 180 HOLZSCHNITTEN.

ERSTER BAND.

LEIPZIG.
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1880


HARVARD UNIVERSITY
LIBRARY
JUL 18 1983

Vorwort.

Das Werk, das ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, versucht ein neues Gebiet der Wissenschaft abzugrenzen. Wohl bin ich mir bewusst, dass dieses Unternehmen vor allem dem Zweifel begegnen kann, ob jetzt schon die Zeit für dasselbe gekommen sei. Stehen doch theilweise sogar die anatomisch-physiologischen Grundlagen der hier bearbeiteten Disciplin durchaus nicht sicher, und vollends die experimentelle Behandlung psychologischer Fragen ist noch ganz und gar in ihren Anfängen begriffen. Aber die Orientirung über den Thatbestand einer im Entstehen begriffenen Wissenschaft ist ja bekanntlich das beste Mittel, die noch vorhandenen Lücken zu entdecken. Je unvollkommener in dieser Beziehung ein erster Versuch wie der gegenwärtige sein muss, um so mehr wird er zu seiner Verbesserung herausfordern. Ausserdem ist gerade auf diesem Gebiete die Lösung mancher Probleme wesentlich an den Zusammenhang derselben mit andern, oft scheinbar entlegenen Thatsachen gebunden, so dass erst ein weiterer Ueberblick den richtigen Weg finden lässt.

In vielen Theilen dieses Werkes hat der Verfasser eigene Untersuchungen benutzt; in den übrigen hat er sich wenigstens ein eigenes Urtheil zu verschaffen gesucht. So stützt sich der im ersten Abschnitt gegebene Abriss der Gehirnanatomie auf eine aus vielfältiger Zergliederung menschlicher und thierischer Gehirne gewonnene Anschauung der Formverhältnisse. Für einen Theil des hierzu benutzten Materials sowie für manche Belehrung a [illegible] chwierigen Gebiete bin

vormaligen Director des Heidelberger anatomischen Museums, Professor FR. ARNOLD, zu Dank verpflichtet. Die mikroskopische Erforschung des Gehirnbaus fordert freilich ihren eigenen Mann, und musste ich mich hier darauf beschränken, die Angaben der verschiedenen Autoren unter einander und mit den Resultaten der gröberen Gehirnanatomie zu vergleichen. Ich muss es den Sachverständigen überlassen zu entscheiden, ob das auf dieser Grundlage im vierten Capitel gezeichnete Bild der centralen Leitungsbahnen wenigstens in seinen Hauptzügen richtig ist. Dass im einzelnen noch mannigfache Ergänzungen und Berichtigungen desselben erforderlich sind, ist mir wohl bewusst. Doch dürfte eine gewisse Bürgschaft immerhin darin liegen, dass die functionellen Störungen, die der physiologische Versuch bei den Abtragungen und Durchschneidungen der verschiedenen Centraltheile ergibt, mit jenem anatomischen Bilde leicht in Einklang zu bringen sind, wie ich im fünften Capitel zu zeigen versuchte. Die meisten der hier dargestellten Erscheinungen hatte ich in eigenen Versuchen zu beobachten häufige Gelegenheit. Im sechsten Capitel sind die Resultate meiner »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren«, so weit sich dieselben auf die psychologisch wichtige Frage nach der Natur der in den Nervenelementen wirksamen Kräfte beziehen, zusammengefasst.

Der zweite und dritte Abschnitt behandeln ein Gebiet, das den Verfasser selbst vor langer Zeit zuerst zu psychologischen Studien führte. Als er im Jahre 1858 seine »Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung« auszuarbeiten begann, waren unter den deutschen Physiologen nativistische Ansichten noch in fast unbestrittener Geltung. Jene Schrift war wesentlich aus der Absicht entsprungen, die Unzulänglichkeit der bisherigen Hypothesen über die Entstehung der räumlichen Tast- und Gesichtsvorstellungen nachzuweisen und physiologische Grundlagen einer psychologischen Theorie aufzufinden. Seitdem haben die dort vertretenen Ansichten auch unter den Physiologen allgemeineren Eingang gefunden, meistens allerdings in einer Form, die vor einer strengen Kritik nicht Stand halten dürfte. Der Verfasser hofft, es möchte ihm in dem vorliegenden Werke gelungen sein, das Ungenügende des neueren physiologischen Empirismus ebenso wie die relative Berechtigung des Nativismus und die Nothwendigkeit, mit der beide Anschauungen auf eine tiefer

gehende psychologische Theorie hinweisen, darzuthun. Die Hypothese von den specifischen Sinnesenergieen, die eigentlich einen Rest des älteren Nativismus darstellt, kann, wie ich glaube, trotz der bequemen Erklärung mancher Thatsachen, die sie zulässt, nicht mehr gehalten werden. Meine Kritik wird hier voraussichtlich noch auf manchen Widerspruch stossen. Wer aber den ganzen Zusammenhang ins Auge fasst wird sich der Triftigkeit der Einwände kaum entziehen.

Die Untersuchungen des vierten Abschnitts, namentlich die Versuche über den Eintritt und Verlauf der durch äussere Eindrücke erweckten Sinnesvorstellungen, haben den Verfasser seit vierzehn Jahren, freilich mit vielen durch andere Arbeiten und durch die Beschaffung der nothwendigen Apparate verursachten Unterbrechungen, beschäftigt. Die ersten Resultate sind schon im Jahre 1861 der Naturforscherversammlung in Speyer vorgetragen worden. Seitdem sind noch von anderer Seite mehrere beachtungswerthe Abhandlungen über den gleichen Gegenstand erschienen. An einer Verwerthung der gewonnenen Thatsachen für die Theorie des Bewusstseins und der Aufmerksamkeit hat es aber bis jetzt gefehlt. Möchte es mir gelungen sein, diesem wichtigen Zweige der physiologischen Psychologie wenigstens einen vorläufigen Abschluss gegeben zu haben.

Schliesslich kann ich nicht umhin, den polemischen Ausführungen gegen Herbart hier die Bitte beizufügen, dass man nach denselben zugleich die Bedeutung bemessen möge, die ich den psychologischen Arbeiten dieses Philosophen beilege, dem ich nächst Kant in der Ausbildung eigener philosophischer Ansichten am meisten verdanke. Ebenso brauche ich mit Rücksicht auf die in einem der letzten Capitel enthaltene Bekämpfung von Darwin's Theorie der Ausdrucksbewegungen kaum erst zu betonen, wie sehr auch das gegenwärtige Werk von den allgemeinen Anschauungen durchdrungen ist, welche durch Darwin ein unverlierbarer Besitz der Naturforschung geworden sind.

Heidelberg, im März 1874.

Die zweite Auflage dieses Werkes ist in den meisten Theilen völlig umgearbeitet worden. In den zwei nunmehr im ersten Bande enthaltenen grundlegenden Abschnitten haben namentlich die Darstellung des Verlaufs der centralen Leitungsbahnen und der Gehirnfunctionen sowie die Lehre von der Intensität der Empfindung mannigfache Umgestaltungen und Erweiterungen erfahren. Im zweiten Bande wurden dem Capitel über den Verlauf der Vorstellungen neue experimentelle Untersuchungen eingefügt. Ausserdem wurde die Psychologie des Willens und der willkürlichen Bewegungen einer durchgängigen Umarbeitung unterzogen. Der letzte Abschnitt endlich, zu welchem in dem Schlusscapitel der ersten Auflage nur einige fragmentarische Andeutungen gegeben waren, ist neu hinzugekommen.

Leipzig, im October 1880.

W. Wundt.

Inhalt des ersten Bandes.

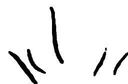
GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE.

VON

WILHELM WUNDT,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG.



ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 180 HOLZSCHNITTEN.

ERSTER BAND.

LEIPZIG.
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1880

Vorwort.

Das Werk, das ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, versucht ein neues Gebiet der Wissenschaft abzugrenzen. Wohl bin ich mir bewusst, dass dieses Unternehmen vor allem dem Zweifel begegnen kann, ob jetzt schon die Zeit für dasselbe gekommen sei. Stehen doch theilweise sogar die anatomisch-physiologischen Grundlagen der hier bearbeiteten Disciplin durchaus nicht sicher, und vollends die experimentelle Behandlung psychologischer Fragen ist noch ganz und gar in ihren Anfängen begriffen. Aber die Orientirung über den Thatbestand einer im Entstehen begriffenen Wissenschaft ist ja bekanntlich das beste Mittel, die noch vorhandenen Lücken zu entdecken. Je unvollkommener in dieser Beziehung ein erster Versuch wie der gegenwärtige sein muss, um so mehr wird er zu seiner Verbesserung herausfordern. Ausserdem ist gerade auf diesem Gebiete die Lösung mancher Probleme wesentlich an den Zusammenhang derselben mit andern, oft scheinbar entlegenen Thatsachen gebunden, so dass erst ein weiterer Ueberblick den richtigen Weg finden lässt.

In vielen Theilen dieses Werkes hat der Verfasser eigene Untersuchungen benutzt: in den übrigen hat er sich wenigstens ein eigenes Urtheil zu verschaffen gesucht. So stützt sich der im ersten Abschnitt gegebene Abriss der Gehirnanatomie auf eine aus vielfältiger Zergliederung menschlicher und thierischer Gehirne gewonnene Anschauung der Formverhältnisse. Für einen Theil des hierzu benutzten Materials sowie für manche Belehrung auf diesem schwierigen Gebiete bin ich dem

vormaligen Director des Heidelberger anatomischen Museums, Professor FR. ARNOLD, zu Dank verpflichtet. Die mikroskopische Erforschung des Gehirnbaus fordert freilich ihren eigenen Mann, und musste ich mich hier darauf beschränken, die Angaben der verschiedenen Autoren unter einander und mit den Resultaten der gröberen Gehirnanatomie zu vergleichen. Ich muss es den Sachverständigen überlassen zu entscheiden, ob das auf dieser Grundlage im vierten Capitel gezeichnete Bild der centralen Leitungsbahnen wenigstens in seinen Hauptzügen richtig ist. Dass im einzelnen noch mannigfache Ergänzungen und Berichtigungen desselben erforderlich sind, ist mir wohl bewusst. Doch dürfte eine gewisse Bürgschaft immerhin darin liegen, dass die functionellen Störungen, die der physiologische Versuch bei den Abtragungen und Durchschneidungen der verschiedenen Centraltheile ergibt, mit jenem anatomischen Bilde leicht in Einklang zu bringen sind, wie ich im fünften Capitel zu zeigen versuchte. Die meisten der hier dargestellten Erscheinungen hatte ich in eigenen Versuchen zu beobachten häufige Gelegenheit. Im sechsten Capitel sind die Resultate meiner »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren«, so weit sich dieselben auf die psychologisch wichtige Frage nach der Natur der in den Nervenelementen wirksamen Kräfte beziehen, zusammengefasst.

Der zweite und dritte Abschnitt behandeln ein Gebiet, das den Verfasser selbst vor langer Zeit zuerst zu psychologischen Studien führte. Als er im Jahre 1858 seine »Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung« auszuarbeiten begann, waren unter den deutschen Physiologen nativistische Ansichten noch in fast unbestrittener Geltung. Jene Schrift war wesentlich aus der Absicht entsprungen, die Unzulänglichkeit der bisherigen Hypothesen über die Entstehung der räumlichen Tast- und Gesichtsvorstellungen nachzuweisen und physiologische Grundlagen einer psychologischen Theorie aufzufinden. Seitdem haben die dort vertretenen Ansichten auch unter den Physiologen allgemeineren Eingang gefunden, meistens allerdings in einer Form, die vor einer strengen Kritik nicht Stand halten dürfte. Der Verfasser hofft, es möchte ihm in dem vorliegenden Werke gelungen sein, das Ungenügende des neueren physiologischen Empirismus ebenso wie die relative Berechtigung des Nativismus und die Nothwendigkeit, mit der beide Anschauungen auf eine tiefer

gehende psychologische Theorie hinweisen, darzuthun. Die Hypothese von den specifischen Sinnesenergieen, die eigentlich einen Rest des älteren Nativismus darstellt, kann, wie ich glaube, trotz der bequemen Erklärung mancher Thatsachen, die sie zulässt, nicht mehr gehalten werden. Meine Kritik wird hier voraussichtlich noch auf manchen Widerspruch stossen. Wer aber den ganzen Zusammenhang ins Auge fasst wird sich der Triftigkeit der Einwände kaum entziehen.

Die Untersuchungen des vierten Abschnitts, namentlich die Versuche über den Eintritt und Verlauf der durch äussere Eindrücke erweckten Sinnesvorstellungen, haben den Verfasser seit vierzehn Jahren, freilich mit vielen durch andere Arbeiten und durch die Beschaffung der nothwendigen Apparate verursachten Unterbrechungen, beschäftigt. Die ersten Resultate sind schon im Jahre 1861 der Naturforscherversammlung in Speyer vorgetragen worden. Seitdem sind noch von anderer Seite mehrere beachtungswerthe Abhandlungen über den gleichen Gegenstand erschienen. An einer Verwerthung der gewonnenen Thatsachen für die Theorie des Bewusstseins und der Aufmerksamkeit hat es aber bis jetzt gefehlt. Möchte es mir gelungen sein, diesem wichtigen Zweige der physiologischen Psychologie wenigstens einen vorläufigen Abschluss gegeben zu haben.

Schliesslich kann ich nicht umhin, den polemischen Ausführungen gegen Herbart hier die Bitte beizufügen, dass man nach denselben zugleich die Bedeutung bemessen möge, die ich den psychologischen Arbeiten dieses Philosophen beilege, dem ich nächst Kant in der Ausbildung eigener philosophischer Ansichten am meisten verdanke. Ebenso brauche ich mit Rücksicht auf die in einem der letzten Capitel enthaltene Bekämpfung von Darwin's Theorie der Ausdrucksbewegungen kaum erst zu betonen, wie sehr auch das gegenwärtige Werk von den allgemeinen Anschauungen durchdrungen ist, welche durch Darwin ein unverlierbarer Besitz der Naturforschung geworden sind.

Heidelberg, im März 1874.

giger von jenem und bedarf nun mehr und mehr zu ihrer Erklärung derjenigen Momente, welche die innere Beobachtung darbietet, bis endlich nur noch die letztere über ihren Eintritt unmittelbare Rechenschaft gibt. Hier sind wir am Endglied der Reihe angelangt: wie bei der Reflexbewegung die psychologische Mitte, so entgeht uns jetzt der physiologische Anfang, nur der innere Vorgang und die äussere Reaction auf denselben bleiben uns zugänglich.

Ihrer Aufgabe gemäss nimmt die Psychologie zwischen den Natur- und Geisteswissenschaften eine mittlere Stellung ein. Den ersteren ist sie desshalb verwandt, weil für das innere und äussere Geschehen insoweit übereinstimmende Untersuchungs- und Erklärungsprincipien zur Anwendung kommen, als dies der Begriff des Geschehens überhaupt mit sich bringt. Für die Geisteswissenschaften bildet sie die grundlegende Lehre. Denn jede Aeusserung des menschlichen Geistes hat ihre letzte Ursache in Elementarerscheinungen der inneren Erfahrung. Geschichte, Rechts- und Staatslehre, Kunst- und Religionsphilosophie führen daher zurück auf psychologische Erklärungsgründe. Die physiologische Psychologie aber steht, da sie die Beziehungen des äusseren und inneren Geschehens vorzugsweise zu untersuchen hat, mit ihrer einen Hälfte selbst noch innerhalb der Naturwissenschaft, von der aus sie die nächste Vermittlerin zu den Geisteswissenschaften bilden muss.

Unter den Naturwissenschaften unterscheidet man bekanntlich die beschreibenden und die erklärenden oder die Zweige der Naturgeschichte und der Naturlehre. Beide sind von einander abhängig. Denn die Beschreibung gewinnt erst dann ihren wissenschaftlichen Werth, wenn ihr erklärende Principien zu Grunde liegen, während anderseits die Beschreibung und die auf sie gegründete Classification der Erscheinungen der Erklärung den Weg bahnen. Je weniger ausgebildet eine Wissenschaft ist, um so mehr fliessen in ihr Beschreibung und Erklärung zusammen. Namentlich werden in der Regel Classificationsversuche für Erklärungen gehalten. So fallen denn auch die meisten Bearbeitungen der empirischen Psychologie vorzugsweise dem Gebiete einer Naturgeschichte der Seele zu, ohne sich dessen immer bewusst zu sein. Auch die in neuerer Zeit zu einem eigenen Wissenszweig erhobene psychologische Durchforschung der Geschichte und Völkerkunde reiht einer Naturgeschichte der Seele im weiteren Umfange sich an. Denn die Völkerpsychologie hat es durchweg mit zusammengesetzten Erscheinungen zu thun, welche ihre Beleuchtung durch das individuelle Bewusstsein empfangen müssen, da sie den aus diesem geschöpften psychologischen Gesetzen unterzuordnen sind. Dagegen gehören die Untersuchungen der physiologischen Psychologie durchaus einer Naturlehre der Seele zu. Ihr Streben ist ganz auf die Nachweisung der

psychischen Elementarphänomene gerichtet. Sie sucht die letzteren zu finden, indem sie zunächst von den physiologischen Vorgängen ausgeht, mit denen sie im Zusammenhang stehen. So nimmt unsere Wissenschaft nicht sogleich inmitten des Schauplatzes der innern Beobachtung ihren Standpunkt, sondern sie sucht von aussen in denselben einzudringen. Hierdurch wird es ihr gerade möglich das wirksamste Hülfsmittel der erklärenden Naturforschung, die experimentelle Methode, zu Rathe zu ziehen. Denn das Wesen des Experimentes besteht in der willkürlichen und, sobald es sich um die Gewinnung gesetzlicher Beziehungen zwischen den Ursachen und ihren Wirkungen handelt, in der quantitativ bestimmbaren Veränderung der Bedingungen des Geschehens. Nun können aber, wenigstens mit einiger Sicherheit, nur die äusseren, physischen Bedingungen der inneren Vorgänge willkürlich verändert werden, und vor allem sind nur sie einer directen Massbestimmung zugänglich. Es ist also klar, dass von einer Anwendung der experimentellen Methode nur auf dem psychophysischen Grenzgebiet die Rede sein kann. Nichtsdestoweniger würde man Unrecht thun, wenn man auf diesen Grund hin die Möglichkeit einer Experimentalpsychologie bestreiten wollte, denn es ist zwar richtig, dass es nur psychophysische, keine rein psychologischen Experimente gibt, falls man nämlich unter den letzteren solche versteht, die von den äusseren Bedingungen des inneren Geschehens ganz absehen. Aber die Veränderung, die durch Variation einer Bedingung gesetzt wird, ist nicht bloss von der Natur der Bedingung, sondern auch von der des Bedingten abhängig. Die Veränderungen im inneren Geschehen, die man durch den Wechsel der äusseren Einflüsse, von denen es abhängt, herbeiführt, werden also ebendamit auch über das innere Geschehen selbst Aufschlüsse enthalten. In diesem Sinne ist jedes psychophysische zugleich ein psychologisches Experiment zu nennen.

Schon KANT hat die Psychologie für unfähig erklärt, jemals zum Range einer exacten Naturwissenschaft sich zu erheben. Die Gründe, die er dabei anführt, sind seither öfter wiederholt worden, ohne dass man sie durch neue vermehrt hätte. Erstens, meint KANT, könne die Psychologie nicht exacte Wissenschaft werden, weil Mathematik auf die Phänomene des inneren Sinnes nicht anwendbar sei, indem die reine innere Anschauung, in welcher die Seelenerscheinungen construirt werden sollen, die Zeit, nur Eine Dimension habe. Zweitens aber könne sie nicht einmal Experimentalwissenschaft werden, weil sich in ihr das Mannigfaltige der innern Beobachtung nicht nach Willkür verändern, noch weniger ein anderes denkendes Subject sich unsern Versuchen, der Absicht angemessen, unterwerfen lasse, auch die Beobachtung an sich schon den Zustand des beobachteten Gegenstandes alterire[1]. Der erste dieser Ein-

[1] KANT, Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft, Sämmtliche Werke, Ausg. von ROSENKRANZ, Bd. 5, S. 310.

wände ist irrthümlich, der zweite wenigstens einseitig. Es ist nämlich nicht richtig, dass das innere Geschehen nur Eine Dimension, die Zeit, hat. Wäre dies der Fall, so würde allerdings von einer mathematischen Darstellung desselben nicht die Rede sein können, weil eine solche immer mindestens zwei Veränderliche, die dem Grössenbegriff subsumirt werden können, verlangt. Nun sind aber unsere Empfindungen, Vorstellungen, Gefühle intensive Grössen, welche sich in der Zeit aneinander reihen. Das innere Geschehen hat also jedenfalls zwei Dimensionen, womit die allgemeine Möglichkeit dasselbe in mathematischer Form darzustellen gegeben ist. Ohne dies wäre auch das Unternehmen HERBART's, Mathematik auf Psychologie anzuwenden, von vornherein kaum denkbar, ein Unternehmen, welchem daher, was man über seinen sonstigen Inhalt urtheilen möge, das Verdienst nicht bestritten werden kann, dass es die Möglichkeit einer Anwendung mathematischer Betrachtungen in diesem Gebiete deutlich in's Licht gesetzt hat[1]). Was KANT für seinen zweiten Einwand, dass sich nämlich die innere Erfahrung einer experimentellen Erforschung entziehe, beibringt, ist dem rein innerlichen Verlauf der Vorstellungen entnommen, für den sich in der That die Triftigkeit desselben nicht bestreiten lässt. Unsere Vorstellungen sind unbestimmte Grössen, welche einer exacten Betrachtung erst zugänglich werden, wenn sie in bestimmte Grössen verwandelt, d. h. gemessen sind. Zu jeder Grössenmessung ist aber ein Mass nöthig, welches man zuvor schon besitzen muss: die unbestimmte Grösse wird in eine bestimmte verwandelt dadurch, dass man sie an einer andern bestimmten Grösse misst, mit welcher sie in einer festen Beziehung steht. Solch' feste Beziehungen existiren nur zwischen den Ursachen und ihren Wirkungen, daher es auch zwei Mittel gibt um Grössen zu messen: man kann sie nämlich entweder an ihren Ursachen oder an ihren Wirkungen messen. In der Naturlehre ist das letztere die allgemeine Regel, man misst z. B. die allgemeinen Ursachen des äusseren Geschehens, die Naturkräfte, mittelst ihrer Wirkungen, der Bewegungen, die sie hervorbringen. Wo dagegen in der Psychologie an eine Messung gedacht werden kann, da ist man meistens darauf angewiesen, umgekehrt die Wirkungen mittelst ihrer Ursachen zu bestimmen. Das urälteste Beispiel solch psychologischer Grössenmessung ist gerade die Zeit. Den Verlauf unserer innern Zustände messen wir an seiner äussern Ursache, nämlich an der Bewegung von Naturobjecten, durch welche ein Wechsel der Vorstellungen herbeigeführt wird. Da wir die zum Mass der Zeit genommenen Bewegungen unmittelbar benützen, um andere äussere Vorgänge nach ihrem zeitlichen Verlauf zu bestimmen, so übersehen wir in diesem Fall leicht den psychologischen Ursprung des ganzen Vorganges. Im wesentlichen aber ist es ein analoges Verfahren, wenn wir die Intensität unserer Empfindungen an der Stärke der äusseren sie verursachenden Eindrücke messen. Unter Umständen liesse sich vielleicht auch ein Mass für innere Zustände aus ihren äusseren Wirkungen, den von uns ausgeführten Bewegungen, gewinnen; doch ist dieser entgegengesetzte Weg bis jetzt noch nicht eingeschlagen worden, es scheinen also demselben besondere Schwierigkeiten entgegenzustehen. Welche der beiden Massmethoden man übrigens anwenden möge, immer muss das Eine Glied der Causalbeziehung, sei es die Ursache, der Sinneseindruck, oder die Wirkung, die reagirende Bewegung, ausser uns liegen. Bei dem rein inner-

---

1) HERBART, Psychologie als Wissenschaft neu gegründet auf Erfahrung, Metaphysik und Mathematik. Ges. Werke, herausgeg. von HARTENSTEIN, Bd. 5 u. 6.

lichen Geschehen, wie es sich in dem Verlauf reproducirter Vorstellungen darstellt, sind nun aber sowohl die Ursachen wie die Wirkungen in uns. Zwar lässt das zusammenhängende Spiel unserer Vorstellungen einen ursächlichen Zusammenhang derselben vermuthen, aber jenes Spiel entzieht sich so sehr willkürlichen Eingriffen, dass wir nicht einmal immer im Stande sind, mit Sicherheit die Bedingungen eines Ereignisses zu ermitteln, und noch weniger an die Feststellung irgend welcher quantitativer Beziehungen denken können. So bliebe höchstens noch Eine Möglichkeit, um dennoch zu einer mathematischen Behandlung zu kommen. Man könnte nämlich hypothetische Voraussetzungen machen, daraus Folgerungen entwickeln und diese so weit als möglich mit der Erfahrung vergleichen. In der That wird dieser Weg in allen Zweigen der mathematischen Physik wenigstens aushülfsweise betreten. Soll trotz dieses hypothetischen Charakters der ersten Voraussetzungen die mathematische Theorie doch als eine einigermassen begründete gelten, so müssen aber zwei Erfordernisse zusammentreffen: es müssen erstens die Hypothesen, von denen man ausgeht, wenigstens durch die Induction vorbereitet sein, diese muss ihnen als den wahrscheinlichsten einfachen Annahmen entgegenführen, und es darf zweitens die schliessliche Controle durch die Erfahrung nicht fehlen. Mangelt das erste dieser Erfordernisse, so kann eine mathematische Theorie immer noch als brauchbare Verbindung der Thatsachen gelten, mangelt das zweite, so lässt sie sich, wenn das erste vorhanden ist, wenigstens als Anleitung benützen, um Thatsachen, zu denen begründete Vermuthung vorhanden ist, auf die Spur zu kommen. Jedes dieser Erfordernisse setzt aber wieder zu seiner Erfüllung die Hülfsmittel der experimentellen Methode voraus. Wenn daher überhaupt jemals eine mathematische Theorie des inneren Geschehens möglich sein sollte, so wird eine solche nur auf der Grundlage der physiologischen Psychologie zu gewinnen sein.

2. Psychologische Vorbegriffe.

Der menschliche Geist vermag es nicht Erfahrungen zu sammeln, ohne sie gleichzeitig mit seiner Speculation zu verweben. Das erste Resultat solchen natürlichen Nachdenkens ist das Begriffssystem der Sprache. In allen Gebieten menschlicher Erfahrung gibt es daher gewisse Begriffe, welche die Wissenschaft, ehe sie an ihr Geschäft geht, bereits vorfindet, als Ergebnisse jener ursprünglichen Reflexion, die in den Begriffssymbolen der Sprache ihre bleibenden Niederschläge zurückliess. So sind Wärme und Licht Begriffe aus dem Gebiete der äusseren Erfahrung, welche unmittelbar aus der sinnlichen Empfindung hervorgingen. Die heutige Physik ordnet beide dem allgemeinen Begriff der Bewegung unter. Aber es wäre nicht möglich gewesen dieses Ziel zu erreichen, ohne dass man die Begriffe des gemeinen Bewusstseins vorläufig angenommen und mit ihrer Untersuchung begonnen hätte. Nicht anders sind Seele, Geist, Vernunft, Verstand etc. Begriffe, welche vor jeder wissenschaftlichen Psychologie existirten. In der Thatsache, dass das natürliche Bewusstsein überall die innere Erfahrung als eine gesonderte Erkenntnissquelle darstellt, kann daher

die Psychologie einstweilen ein hinreichendes Zeugniss ihrer Berechtigung als Wissenschaft erblicken, und indem sie dies thut, adoptirt sie zugleich den Begriff Seele, um eben damit das ganze Gebiet der innern Erfahrung zu umgrenzen. Seele heisst uns demnach das Subject, dem wir alle einzelnen Thatsachen der innern Beobachtung als Prädicate beilegen. Jenes Subject selbst ist überhaupt nur durch seine Prädicate bestimmt, die Beziehung der letzteren auf eine gemeinsame Grundlage soll nichts weiter als ihren gegenseitigen Zusammenhang ausdrücken. Hiermit scheiden wir sogleich eine Bedeutung aus, die das natürliche Sprachbewusstsein immer mit dem Begriff Seele verbindet. Ihm ist die Seele nicht bloss ein Subject im logischen Sinne, sondern eine Substanz, ein reales Wesen, als dessen Aeusserungen oder Handlungen die sogenannten Seelenthätigkeiten aufgefasst werden. Hierin liegt aber eine metaphysische Annahme, zu welcher die Psychologie möglicher Weise am Schlusse ihrer Arbeit geführt werden kann, welche sie jedoch unmöglich schon vor dem Eintritt in dieselbe ungeprüft adoptiren darf. Auch gilt von dieser Annahme nicht, was von der Unterscheidung der innern Erfahrung überhaupt gesagt wurde, dass sie nämlich nothwendig sei, um die Untersuchung in Fluss zu bringen. Die Symbole, welche die Sprache zur Bezeichnung gewisser Gruppen von Erfahrungen geschaffen hat, tragen noch heute die Kennzeichen an sich, dass sie ursprünglich nicht bloss im allgemeinen abgesonderte Wesen, Substanzen, sondern dass sie selbst persönliche Wesen bedeutet haben. Die unvertilgbarste Spur solcher Personification der Substanzen ist in dem Genus zurückgeblieben. Der Verstand hat diese phantasievolle Beziehung der Begriffssymbole allmälig abgeschliffen. Theils hat die Personification der Substanzen, theils sogar die Substantialisirung der Begriffe ein Ende genommen. Aber wer wollte deshalb auf den Gebrauch der Begriffe selber und auf ihre Bezeichnung Verzicht leisten? Wir reden von Ehre, Tugend, Vernunft, ohne irgend einen dieser Begriffe in eine Substanz übersetzt zu denken. Aus metaphysischen Substanzen sind sie zu logischen Subjecten geworden. So betrachten wir denn auch die Seele vorläufig lediglich als logisches Subject der innern Erfahrung, eine Auffassung, die das unmittelbare Resultat der von der Sprache geübten Begriffbildung ist, gereinigt jedoch von jenen Zusätzen einer unreifen Metaphysik, welche überall das natürliche Bewusstsein in die von ihm geschaffenen Begriffe hineinträgt.

Ein ähnliches Verfahren wird in Bezug auf diejenigen Begriffe befolgt werden müssen, die wir theils für besondere Beziehungen der innern Erfahrung, theils für einzelne Gebiete derselben vorfinden. So stellt die Sprache zunächst der Seele den Geist gegenüber. Beide sind Wechselbegriffe für eins und dasselbe, denen im Gebiet der äussern Erfahrung

Leib und Körper entsprechen. Körper ist jeder Gegenstand der äussern Erfahrung, wie er sich unmittelbar unsern Sinnen darbietet, ohne Beziehung auf ein demselben zukommendes inneres Sein; Leib ist der Körper, wenn er mit eben dieser Beziehung gedacht wird. Aehnlich heisst Geist das innere Sein, wenn dabei keinerlei Zusammenhang mit einem äusseren Sein in Rücksicht fällt, wogegen bei der Seele, namentlich wenn sie dem Geiste gegenübergestellt wird, gerade die Verbindung mit einer leiblichen, der äussern Erfahrung gegebenen Existenz vorausgesetzt ist.

Während Seele und Geist das Ganze der innern Erfahrung umfassen, wobei nur die Beziehung, in der diese genommen wird, eine verschiedene ist, werden durch die sogenannten Seelenvermögen die einzelnen Gebiete derselben bezeichnet, wie sie in der Selbstbeobachtung unmittelbar von einander sich abgrenzen. In den Begriffen Sinnlichkeit, Gefühl, Verstand, Vernunft u. s. w. trägt uns also die Sprache eine Classification der unserer inneren Wahrnehmung gegebenen Vorgänge entgegen, die wir, an diese Ausdrücke gebunden, im Ganzen kaum antasten können. Wohl aber ist die genaue Definition dieser Begriffe und ihre Einfügung in eine systematische Ordnung durchaus Sache der Wissenschaft. Wahrscheinlich haben die Seelenvermögen ursprünglich nicht bloss verschiedene Theile des innern Erfahrungsgebietes, sondern ebenso viele verschiedene Wesen bezeichnet, über deren Verhältniss zu jenem Gesammtwesen, das man Seele oder Geist nannte, sich wohl keine bestimmte Vorstellung bildete. Aber die Substantialisirung dieser Begriffe liegt so weit zurück in den Fernen mythologischer Naturanschauung, dass es einer Warnung vor der voreiligen Aufstellung metaphysischer Substanzen hier nicht erst bedarf. Trotzdem hat eine Nachwirkung der mythologischen Auffassung bis in die neuere Wissenschaft sich vererbt. Sie besteht darin, dass den genannten Begriffen noch eine Spur des mythologischen Kraftbegriffs anhaftet: sie werden nicht bloss als Classenbezeichnungen für bestimmte Gebiete der innern Erfahrung angesehen, was sie in der That sind, sondern man hält sie vielfach für Kräfte, durch welche die einzelnen Erscheinungen hervorgebracht werden. Der Verstand gilt für die Kraft, durch welche wir Wahrheiten einsehen, das Gedächtniss für die Kraft, welche Vorstellungen zu künftigem Gebrauche aufbewahrt u. s. w. Der unregelmässige Eintritt dieser Kräftewirkungen hat aber auf der andern Seite gegen den Namen einer eigentlichen Kraft Bedenken erregt, und so ist der Ausdruck Seelenvermögen entstanden. Denn unter einem Vermögen versteht man dem Wortsinne nach eine solche Kraft, die nicht nothwendig und unabänderlich wirken muss, sondern die nur wirken kann. Der Ursprung aus dem mythologischen Kraftbegriff fällt hier unmittelbar in die Augen. Das Urbild für das Wirken einer derartigen Kraft ist offenbar das menschliche Handeln. Die ursprüngliche

Bedeutung des Vermögens ist die eines handelnden Wesens. So liegt schon in der ersten Bildung der psychologischen Begriffe der Keim zu jener Vermengung von Classification und Erklärung, welche einen gewöhnlichen Fehler der empirischen Psychologie bildet. Die allgemeine Bemerkung, dass die Seelenvermögen Classenbegriffe sind, welche der beschreibenden Psychologie zugehören, enthebt uns der Nothwendigkeit ihnen schon hier ihre Bedeutung anzuweisen. In der That liesse sich eine Naturlehre der innern Erfahrung denken, in der von Sinnlichkeit, Verstand, Vernunft, Gedächtniss u. s. w. gar nicht die Rede wäre. Denn unmittelbar in unserer Selbstbeobachtung gibt es nur einzelne Vorstellungen, Gefühle und Triebe. Erst nachdem diese Elementarphänomene der innern Erfahrung zergliedert sind, wird daher auch die wahre Bedeutung jener Classenbegriffe sich feststellen lassen.

Der obigen Betrachtung mögen hier noch einige kritische Bemerkungen über die Wechselbegriffe Seele und Geist, sowie über die Lehre von den Seelenvermögen sich anschliessen.

a. Seele und Geist. Von der Seele trennt unsere Sprache den Geist als einen zweiten Substanzbegriff, dessen unterscheidendes Merkmal darin gesehen wird, dass er nicht, wie die Seele, durch die Sinne nothwendig an ein leibliches Dasein gebunden erscheint, sondern entweder mit einem solchen in bloss äusserer Verbindung steht oder sogar völlig von demselben befreit ist. Der Begriff des Geistes wird daher in einer doppelten Bedeutung gebraucht: einmal für die Grundlage derjenigen inneren Erfahrungen, von welchen man annimmt, dass sie von der Thätigkeit der Sinne unabhängig seien; sodann um solche Wesen zu bezeichnen, denen überhaupt gar kein leibliches Sein zukommen soll. Die Psychologie hat sich natürlich mit dem Begriff nur in seiner ersten Bedeutung zu beschäftigen, übrigens ist unmittelbar einleuchtend, dass diese zur zweiten fast von selbst führen müsste, da nicht einzusehen ist, warum der Geist nicht auch als völlig ungetrennte Substanz vorkommen sollte, wenn seine Verbindung mit dem Leibe nur eine äusserliche, gewissermassen zufällige wäre.

Das philosophische Nachdenken konnte das Verhältniss von Seele und Geist nicht in der Unbestimmtheit belassen, mit welcher sich das gemeine Bewusstsein zufrieden gab. Sind Seele und Geist verschiedene Wesen, ist die Seele ein Theil des Geistes oder dieser ein Theil der Seele? Der älteren Speculation merkt man deutlich die Verlegenheit an, welche sie dieser Frage gegenüber empfindet. Einerseits wird sie durch den Zusammenhang der inneren Erfahrungen dazu getrieben, eine einzige Substanz als Grund derselben zu setzen, anderseits scheint ihr aber auch eine Trennung der in der sinnlichen Vorstellung befangenen und der abstracteren geistigen Thätigkeiten unerlässlich zu sein. So bleibt neben dem grossen Dualismus zwischen Geist und Körper der beschränktere zwischen Geist und Seele bestehen, ohne dass es der alten Philosophie gelungen wäre, denselben vollständig zu beseitigen, ob sie nun mit Plato die Substantialität der Seele aufzuheben versucht, indem sie die Seele als eine Mischung von Geist und Körper auffasst[1]), oder ob sie mit Aristoteles durch

1) Timaeos 35.

Uebertragung des von der Seele abstrahirten Begriffes auf den Geist an Stelle der Einheit der Substanz eine übereinstimmende Form der Definition setzt[1]). Die neuere spiritualistische Philosophie ist im allgemeinen mehr den Spuren PLATO's gefolgt, hat aber entschiedener als er die Einheit der Substanz für Geist und Seele festgehalten. So kam es, dass überhaupt die scharfe Unterscheidung der Begriffe aus der wissenschaftlichen Sprache verschwand. Wenn je noch ein Unterschied gemacht wurde, so nahm man entweder mit WOLFF den Geist als den allgemeinen Begriff, unter dem die individuelle Seele enthalten sei[2]), oder man confundirte den Geist mit den unten zu erwähnenden Seelenvermögen, indem man ihn als eine Generalbezeichnung bald für die so genannten höheren Seelenvermögen, bald für das Erkenntnissvermögen beibehielt; im letzteren Fall wurde dann häufig in neuerer Zeit das Fühlen und Begehren im Gemüth zusammengefasst und demnach die ganze Seele in Geist und Gemüth gesondert, ohne dass man jedoch unter beiden besondere Substanzen verstanden hätte. Bisweilen wurde auch wohl zwischen den Begriffen Geist und Seele ein blosser Gradunterschied angenommen und so dem Menschen ein Geist, den Thieren aber nur eine Seele zugesprochen. So verliert diese Unterscheidung immer mehr an Bestimmtheit, während zugleich der Begriff des Geistes seine substantielle Eigenschaft einbüsst. Wollen wir demselben hiernach eine Bedeutung anweisen, welche der weiteren Untersuchung nicht vorgreift, so lässt sich dieselbe nur dahin feststellen, dass der Geist gleichfalls das Subject der innern Erfahrung bezeichnet, dass aber in ihm abstrahirt ist von den Beziehungen dieses Subjectes zu einem leiblichen Wesen. Die Seele ist das Subject der innern Erfahrung mit den Bedingungen, welche dieselbe durch ihre erfahrungsmässige Gebundenheit an ein äusseres Dasein mit sich führt; der Geist ist das nämliche Subject ohne Rücksicht auf diese Gebundenheit. Hiernach werden wir immer nur dann vom Geist und von geistigen Erscheinungen reden, wenn wir auf diejenigen Momente der innern Erfahrung, durch welche dieselbe von unserer sinnlichen, d. h. der äussern Erfahrung zugänglichen Existenz abhängig ist, kein Gewicht legen. Diese Definition lässt es vollkommen dahingestellt, ob dem Geistigen jene Unabhängigkeit von der Sinnlichkeit wirklich zukommt. Denn man kann von einer oder mehreren Seiten einer Erscheinung absehen, ohne darum zu leugnen, dass diese Seiten vorhanden sind.

b. Die Seelenvermögen. Es ist längst das Bestreben der Philosophen gewesen, die vielen Seelenvermögen, welche die Sprache unterscheidet, wie Empfindung, Gefühl, Verstand, Vernunft, Begierde, Einbildungskraft, Gedächtniss u. s. w., auf einige allgemeinere Formen zurückzuführen. Schon im Platonischen Timäos findet sich eine Dreitheilung der Seele angedeutet, die der Unterscheidung des Erkenntniss-, Gefühls- und Begehrungsvermögens entspricht. Dieser Dreitheilung geht aber eine Zweitheilung in niederes und höheres Seelenvermögen parallel, wovon das erstere, die Sinnlichkeit, als der sterbliche Seelentheil zugleich Begierde und Gefühl umfasst, während das zweite, die unsterbliche Vernunft, mit der Erkenntniss sich deckt. Das Gefühl oder der Affect gilt

1) Die Aristotelische Definition der Seele im allgemeinen als »erste Entelechie eines der Möglichkeit nach lebenden Körpers« gilt nämlich auch für den von der Sinnlichkeit unabhängigen Geist, den νοῦς ποιητικός, der aber, weil er die Wirklichkeit der Seele selbst sei, abtrennbar von dem Körper gedacht werden könne, was bei den übrigen Theilen der Seele nicht der Fall ist. De anim. II, 1 am Schlusse.

2) Psychologia rationalis, § 643 u. f.

hierbei ebenso als vermittelnde Stufe zwischen Begehren und Vernunft, wie die wahre Vorstellung zwischen den sinnlichen Schein und die Erkenntniss sich einschiebt. Aber während die Empfindung ausdrücklich mit der Begierde auf den nämlichen Theil der Seele bezogen wird[1], scheinen das vermittelnde Denken (die διάνοια) und der Affect nur in analoge Beziehungen zur Vernunft gesetzt zu werden. Es machen demnach diese Classificationsversuche den Eindruck, als wenn Plato seine beiden Eintheilungsprincipien, von denen dem einen die Beobachtung eines fundamentalen Unterschieds zwischen den Phänomenen des Erkennens, Fühlens und Begehrens, dem andern die Wahrnehmung einer Stufenfolge im Erkenntnissprocess zu Grunde lag, unabhängig neben einander gebildet und erst nachträglich den Versuch gemacht habe, das eine auf das andere zurückzuführen, was ihm aber nur unvollständig gelang. Bei Aristoteles sondert sich die Seele, da er sie als das Princip des Lebens auffasst, nach der Stufenfolge der vornehmlichsten Lebenserscheinungen in Ernährung, Empfindung und Denkkraft. Zwar führt er gelegentlich noch andere Seelenvermögen an; doch ist deutlich, dass er jene drei als die allgemeinsten betrachtet, indem er insbesondere auch das Begehren der Empfindung unterordnet[2]. Hatte Plato bei seiner Dreitheilung die Eigenschaften der Seele nach ihrem ethischen Werth gemessen, so gewann Aristoteles die seinige, conform seinem Begriff von der Seele, aus den Hauptclassen der lebenden Wesen: ernährend ist die Seele der Pflanze, ernährend und empfindend die thierische, ernährend, empfindend und denkend die menschliche. Eben diese in der Beobachtung der verschiedenartigen Wesen gegebene Trennbarkeit der drei Vermögen war wohl die ursprüngliche Veranlassung der Classification. Mag aber auch der Ausgangspunkt derselben ein abweichender sein, so fällt sie doch offenbar, sobald wir von der Unterscheidung der Ernährung als einer besonderen Seelenkraft absehen, mit der Platonischen Zweitheilung in Sinnlichkeit und Vernunft zusammen und kann also ebenso wenig wie irgend einer der späteren Versuche als ein wirklich neues System betrachtet werden.

Unter den Neueren hat der einflussreichste psychologische Systematiker, Wolff, wieder die beiden Platonischen Eintheilungen neben einander benutzt, dabei aber das Gefühls- dem Begehrungsvermögen untergeordnet. Hierdurch schreitet sein ganzes System in einer Zweitheilung fort. Er sondert zunächst Erkennen und Begehren und trennt sodann jedes derselben in einen niederen und einen höheren Theil. Die weitere Eintheilung erhellt aus der folgenden Uebersichtstafel.

I. Erkenntnissvermögen.	II. Begehrungsvermögen.
1. Niederes Erkenntnissvermögen.	1. Niederes Begehrungsvermögen.
Sinn. Einbildungskraft. Dichtungsvermögen. Gedächtniss (Vergessen und Erinnern).	Lust und Unlust, Sinnliche Begierde und sinnlicher Abscheu. Affecte.
2. Höheres Erkenntnissvermögen.	2. Höheres Begehrungsvermögen.
Aufmerksamkeit und Reflexion. Verstand[3].	Wollen und Nichtwollen. Freiheit.

1) Timaeos 77. 2) De anima II, 2, 3.

3) Begriff, Urtheil und Schluss bezeichnet Wolff als die drei Operationen des Verstandes, führt also keines derselben auf ein besonderes Vermögen zurück, die Ver-

Ein wesentlicher Fortschritt dieses Systems, das in der LEIBNIZ'schen Unterscheidung des Vorstellens und Strebens als der Grundkräfte der Monaden seine nächste Grundlage hat, lag darin, dass es das Gefühls- und Begehrungsvermögen nicht auf den Affect und das sinnliche Begehren beschränkte, sondern ihm denselben Umfang wie der Erkenntniss gab, so dass von einem ethischen Werthunterschied nicht mehr die Rede war. Dagegen ist ersichtlich, dass bei der Unterscheidung der in den vier Hauptclassen aufgeführten einzelnen Vermögen kein systematisches Princip massgebend ist, sondern dass dieselben rein empirisch an einander gereiht sind. In der WOLFF'schen Schule wurde diese Eintheilung manchfach modificirt. Namentlich wurden bald Erkenntniss und Gefühl als die beiden Hauptvermögen bezeichnet, bald wurde das Fühlen dem Erkennen und Begehren als drittes und mittleres hinzugefügt. Die letztere Classification ist es, die KANT adoptirt hat. WOLFF wird schon in der empirischen Seelenlehre von dem Bestreben geleitet, die verschiedenen Vermögen aus einer einzigen Grundkraft, der vorstellenden Kraft, abzuleiten, und seine rationale Psychologie ist zu einem grossen Theil jener Aufgabe gewidmet. Seine Schüler sind hierin zum Theil noch weiter gegangen. KANT missbilligte solche Versuche gegebene Unterschiede um eines blossen Strebens nach Einheit willen verwischen zu wollen. Dennoch ragt auch bei ihm die Erkenntniss über die beiden andern Seelenkräfte herüber, da jeder derselben ein besonderes Vermögen in der Sphäre des Erkennens entspricht. In dieser Beziehung der drei Grundvermögen auf die Formen der Erkenntnisskraft besteht das Eigenthümliche der KANT'schen Psychologie. Während WOLFF und die Späteren, welche die Quellen der innern Erfahrung auf eine einzige zurückzuführen suchten, diese in der Erkenntniss oder in ihrem Hauptphänomen, der Vorstellung, zu finden glaubten, behauptete KANT die ursprüngliche Verschiedenartigkeit des Erkennens, Fühlens und Begehrens. Ueber diese drei Grundkräfte erstreckt sich nur insofern das Erkenntnissvermögen, als es *gesetzgeberisch* auch für die beiden andern auftritt; denn es erzeugt sowohl die Naturbegriffe wie den Freiheitsbegriff, der den Grund zu den praktischen Vorschriften des Willens enthält, ausserdem die zwischen beiden stehenden Zweckmässigkeits- und Geschmacksurtheile. Demnach sagt KANT von dem Verstand im engeren Sinne, er sei gesetzgeberisch für das Erkenntnissvermögen, die Vernunft für das Begehrungsvermögen, die Urtheilskraft für das Gefühl[1]). Verstand, Urtheilskraft und Vernunft werden dann aber auch zusammen als Verstand im weiteren Sinne bezeichnet[2]). Anderseits adoptirt KANT zwar die Unterscheidung eines unteren und oberen Erkenntnissvermögens, von denen das erstere die Sinnlichkeit, das zweite den Verstand umfasst; aber er verwirft die Annahme eines blossen Gradunterschiedes beider. Die Sinnlichkeit ist ihm vielmehr die *receptive*, der Verstand die *active* Seite der Erkenntniss[3]). In seinem kritischen Hauptwerk ist daher die Sinnlichkeit geradezu dem Verstande gegenübergestellt: dieser für sich vermittelt die *reinen*, in Verbindung mit der Sinnlichkeit die *empirischen* Begriffe[4]).

---

nunft handelt er, neben dem ingenium, der Kunst des Erfindens, Beobachtens etc. unter den natürlichen Dispositionen des Verstandes ab. Psychologia empirica. Edit. nov. Francof. et Lipsiae 1738.

1) Kritik der Urtheilskraft S. 14 u. f. Werke von ROSENKRANZ Bd. 4.

2) Anthropologie S. 100 u. 104. Werke, Bd. 7, Abth. 2.

3) Anthropologie S. 28.

4) Kritik der reinen Vernunft S. 31, 55.

In dieser ganzen Entwicklung sind offenbar hauptsächlich drei Momente aus einander zu halten: erstens die Unterscheidung der drei Seelenvermögen, zweitens die Dreigliederung des oberen Erkenntnissvermögens und drittens die Beziehung, in welche die letztere zu den drei Hauptvermögen gebracht wird. Das erste stammt im wesentlichen aus der Wolff'schen Psychologie, die beiden andern sind Kant eigenthümlich. Die frühere Philosophie hatte im allgemeinen als Vernunft (λόγος) jene Thätigkeit des Geistes bezeichnet, welche durch Schliessen (ratiocinatio) über die Gründe der Dinge Rechenschaft gibt. Dabei wurde aber bald im Sinne des Neuplatonismus die Vernunft dem Verstande (νοῦς, intellectus) untergeordnet, da dieser ein unmittelbares Wissen enthalte, während die Thätigkeit des Schliessens eine Vermittelung mit der Sinnenwelt bedeute, bald wurde sie, da sie die Einsicht in die letzten Gründe der Dinge bewirke, dem Verstande übergeordnet, bald endlich als eine besondere Form der Bethätigung des Verstandes betrachtet. Für alle drei Auffassungen finden sich Beispiele in der scholastischen Philosophie. Diese verschiedene Werthschätzung der Vernunft hat augenscheinlich darin ihre Ursache, dass man das Wort ratio in doppeltem Sinne gebraucht: einmal für den Begriff des Grundes zu einer gegebenen Folge einzelner Wahrheiten, und sodann für die Fähigkeit der ratiocinatio, des Folgerns der Einzelwahrheiten aus ihren Gründen. Obgleich nun die ratio ursprünglich wohl nur in der letztgenannten Bedeutung, als Schlussvermögen, zu den Seelenvermögen gerechnet wurde, so hat man doch später auch die ratio im ersteren Sinne, den Grund, in ein solches übersetzt und sie demnach als ein Vermögen der Einsicht in die Gründe der Dinge bestimmt. Wurde vorwiegend auf die letztere Bedeutung Werth gelegt, so erschien dann die Vernunft geradezu als Organ der religiösen und moralischen Wahrheiten, die, weil sie aus den Verstandesbegriffen nicht zu deduciren seien, auf eine höhere Erkenntnissquelle hinweisen sollen, als welche man nun naturgemäss jenes Seelenvermögen betrachtete, das sich auf die Gründe der Dinge beziehe. So wurde die Vernunft zu einem metaphysischen Vermögen im Unterschied vom Verstande, dessen Begriffe immer auf die Erfahrungen des äussern oder innern Sinnes beschränkt bleiben. Eine Vermittelung zwischen beiden Formen des Begriffs konnte man darin finden, dass sich die allgemeinen Vernunftwahrheiten als die letzten Vordersätze betrachten liessen, von welchen die Vernunftschlüsse ausgehen, wie Leibniz an dem Beispiel der mathematischen Demonstrationen erläuterte [1]. In diesem doppeldeutigen Sinne wurde dann die Vernunft von den Psychologen als das Vermögen definirt, durch welches wir den Zusammenhang der allgemeinen Wahrheiten einsehen [2]. Kant ging zunächst von der ersten jener Auffassungen aus, welche den Verstand als das Vermögen der Begriffe, die Vernunft als das Schlussvermögen betrachtet. Es mochte ihm um so näher liegen, den hierin angebahnten Versuch einer Gliederung des oberen Erkenntnissvermögens nach Anleitung der Logik vollends durchzuführen, als ihm Aehnliches bereits in der Ableitung der Kategorieen geglückt war. Da zwischen Begriff und Schluss das Urtheil steht, so nahm er also zwischen Verstand und Vernunft als mittleres Vermögen die Urtheilskraft an. Nun hatte aber Kant in seinem kritischen Hauptwerk die beiden Seiten des Vernunftbegriffes in eine tiefere Beziehung zu bringen gesucht, indem er darauf hinwies, dass die Ver-

1) Opera philos. ed. Erdmann, p. 393.
2) Wolff, Psychologia empirica, § 483.

nunft, wie sie in dem Schlusse ein Urtheil unter seine allgemeine Regel subsumire, so auch diese Regel wieder unter eine höhere Bedingung unterordnen müsse, bis sie endlich bei dem Unbedingten angelangt sei. Die Idee des Unbedingten in ihren verschiedenen Formen blieb somit als Eigenthum der Vernunft übrig, während alle Begriffe und Grundsätze a priori, aus welchen die Vernunft als Schlussvermögen einzelne Urtheile ableitet, und welche die frühere Philosophie zum Theil ebenfalls der reinen Vernunfterkenntniss zugerechnet hatte, ausschliessliches Eigenthum des Verstandes wurden. So gerieth die Vernunft bei Kant in eine eigenthümliche Doppelstellung: als Schlussvermögen war sie gewissermassen die Dienerin des Verstandes, welche die von letzterem aufgestellten Begriffe und Grundsätze anzuwenden hatte; als Vermögen der Ideen war sie dagegen, als durchaus auf transcendente Grundsätze gerichtet, weit über dem Verstande erhaben, der, nur dem empirischen Zusammenhang der Erscheinungen zugekehrt, der Vernunftidee höchstens als einem regulativen Princip folgen soll, welches ihm die Richtung nach einer Zusammenfassung der Erscheinungen in ein absolutes Ganzes vorschreibe, von welcher der Verstand selbst keinen Begriff besitze. Was aber hier die Vernunft als Erzeugerin der Ideen des Unbedingten an Erhabenheit gewann, das verlor sie durch ihre gänzliche Unfruchtbarkeit für die Erkenntniss. Selbst das regulative Princip, das sie angeblich dem Verstande an die Hand gibt, ist in Wirklichkeit nicht in ihren Ideen, sondern schon in ihrer Thätigkeit als Schlussvermögen enthalten, welches zu jedem Urtheil die Aufsuchung der Prämissen fordert. Weiter reicht aber die Bethätigung der Vernunft als regulatives Princip des Verstandes nirgends. Sobald sie eine Seelensubstanz oder eine höchste Endursache u. dgl. annimmt, wird sie constitutiv, mag auch eine solche Annahme nur als Hypothese zur Verknüpfung der Erscheinungen eingeführt und die Absicht, damit einen wirklichen Erkenntnissbegriff bezeichnen zu wollen, noch so sehr zurückgewiesen werden. Entzieht man nun den Vernunftideen diese letzte erkenntnisstheoretische Bedeutung, so bleibt gar nichts übrig als die Thatsache der Existenz jener Ideen, der jedoch sogleich die Warnung mitgegeben wird, dass man sich hüten müsse, hieraus auf die Existenz ihrer Urbilder zu schliessen oder überhaupt irgend einen theoretischen Gebrauch von ihnen zu machen. Bekanntlich hat aber Kant die constitutive Bedeutung, welche die Vernunftideen auf theoretischem Gebiete nicht besitzen, ihnen für den praktischen Gebrauch vorbehalten. In diesem machen sich nach seiner Ansicht Grundsätze a priori geltend, welche durch die imperative Form, in der sie Gehorsam fordern, ihre eigene Wahrheit sowie die Wahrheit der Idee, aus welcher sie entspringen, der Freiheit des Willens, beweisen und eben damit auch wenigstens die Möglichkeit der andern Vernunftideen darthun sollen [1]. Wie der Verstand für die Erkenntniss, so ist demnach die Vernunft gesetzgebend für das Begehrungsvermögen. Man sieht leicht, dass hier von der Vernunft nur in ihrer zweiten Bedeutung als dem Vermögen der Ideen die Rede sein kann. Die praktische Verwirklichung der Freiheitsidee in dem Sittengebot entscheidet den in den Antinomieen der reinen Vernunft geführten Streit zwischen Freiheit und Nothwendigkeit zu Gunsten der ersteren [2]. Betrachtet man jedoch den Antinomieenstreit bloss theoretisch und erwägt man, dass derselbe in der Vernunft als dem Schlussvermögen seinen Grund hat, wel-

1) Kritik der prakt. Vernunft, S. 106. Werke Bd. 8.
2) Kritik der reinen Vernunft, S. 353.

ches zu jeder Folge eine Bedingung zu finden fordert, so kann nicht zweifelhaft sein, dass im rein theoretischen Betracht die Antithese Recht behält, welche nirgends bei einem Anfang der Reihe der Bedingungen anzuhalten gestattet und demnach jene Idee des Unbedingten als eine blosse Fiction erscheinen lässt, welche die Vernunft sich erlaubt, um die Totalität der Bedingungen auszudrücken, ohne desshalb aber zu gestatten, dass in dem Aufsteigen von Bedingung zu Bedingung jemals ein Halt gemacht werde. In der That gibt auch KANT selbst, obgleich er anscheinend den Streit unentschieden lässt, nachträglich der Antithese Recht, indem er die Vereinigung des Sittengesetzes und des Naturgesetzes nur dadurch für möglich erklärt, dass das erstere für den Menschen an sich selbst, das letztere aber für ihn als Erscheinung Gültigkeit besitze[1], wobei freilich die Frage schwierig bleibt, wie der Mensch als Noumenon doch auch wieder zum Phänomenon werden könne, da ja die Idee der Freiheit in ihrer praktischen Bethätigung als Causalität in der Reihe der Erscheinungen auftritt.

Somit ist KANT zu der ihm eigenthümlichen Anwendung der drei Theile des oberen Erkenntnissvermögens auf die drei Hauptvermögen der Seele zunächst durch die Beziehung geführt worden, in welche sich ihm die Vernunft zum Begehrungsvermögen setzte. Da nun der Verstand ohnehin schon in der früheren Psychologie mit dem Erkenntnissvermögen selbst sich deckte, so blieb für das zwischen Erkennen und Begehren stehende Gefühl nur die in ähnlicher Weise zwischen dem Begriffs- und Schlussvermögen stehende Urtheilskraft übrig. Dass bei der Beziehung der letzteren auf das Gefühl in erster Linie diese Analogie massgebend gewesen ist, geht aus allen Begründungen hervor, die KANT seinem Gedanken gegeben hat[2]. Nimmt man nun hinzu, dass anderseits die Vernunft als Schlussvermögen, als welches sie doch in jene Dreigliederung des oberen Erkenntnissvermögens eingeht, in gar kein Verhältniss zu dem Begehren gesetzt werden kann, sondern dass dieses erst aus der praktischen Bedeutung einer der transscendenten Vernunftideen hervorgeht, so erhellt ohne weiteres, wie die ganze Beziehung der drei Grundkräfte der Seele auf die drei wesentlichen in der formalen Logik zum Ausdruck kommenden Bethätigungen der Erkenntnisskraft durchaus nur das Product eines künstlichen Schematisirens nach Anleitung logischer Formen ist. Der Schematismus hat aber im vorliegenden Falle auch auf die Auffassung der Seelenvermögen seine Rückwirkung geübt, indem KANT seine drei Hauptvermögen überhaupt nur in ihren höheren Aeusserungen berücksichtigt. Wenn es schon zweifelhaft ist, ob das erste Vermögen in der Gesammtheit seiner Erscheinungen passend unter dem Namen der Erkenntniss zusammengefasst werde, so leidet es gar keinen Zweifel, dass die Beschränkung des Lust- und Unlustgefühls auf das ästhetische Geschmacksurtheil und die Beziehung des Begehrungsvermögens auf das Ideal des Guten nicht geeignet sind, einer rein psychologischen Betrachtung zum Ausgangspunkte zu dienen. So bleibt als das eigentliche Resultat der psychologischen Untersuchungen KANT's die ihn von WOLFF und seiner Schule unterscheidende Behauptung einer *ursprünglichen* Verschiedenheit des Erkennens, Fühlens und Begehrens. Seine Beziehung derselben auf die drei Stufen des Erkennens dagegen enthält, da sie selbst in ihrer Anwendung auf die höheren Gefühle und Strebungen auf einer zweifelhaften Grundlage ruht, für die Gesammtheit der psychischen Erscheinungen aber völlig unanwendbar ist, nur ein beachtenswerthes Zeugniss der Thatsache,

---

1) Kritik der prakt. Vernunft, S. 109. 2) Kritik der Urtheilskraft, S. 15.

dass auch die schärfste Specification der Seelenerscheinungen wieder nach einem vereinigenden Princip sucht, und dass sich hierzu vorzugsweise das Erkennen zu empfehlen scheint.

Gegen die Form, welche die Theorie der Seelenvermögen vorzugsweise bei Wolff und Kant angenommen, hat Herbart seine Kritik gerichtet. Der wesentliche Inhalt derselben lässt sich in die folgenden zwei Haupteinwände zusammenfassen: Die Seelenvermögen sind erstens blosse Möglichkeiten, welche dem Thatbestand der innern Erfahrung nichts hinzufügen. Nur die einzelnen Thatsachen der letzteren, die einzelne Vorstellung, das einzelne Gefühl u. s. w., kommen der Seele wirklich zu. Eine Sinnlichkeit vor der Empfindung, ein Gedächtniss vor dem Vorrath, den es aufbewahrt, gibt es nicht; jene Möglichkeitsbegriffe können daher auch nicht gebraucht werden, um die Thatsachen aus ihnen abzuleiten [1]. Die Seelenvermögen sind zweitens Gattungsbegriffe, welche durch vorläufige Abstraction aus der innern Erfahrung gewonnen sind, dann aber zur Erklärung dessen verwandt werden was in uns vorgeht, indem man sie zu Grundkräften der Seele erhebt [2]. Beide Einwände erstrecken sich scheinbar über ihr nächstes Ziel hinaus, denn sie treffen Methoden wissenschaftlicher Erklärung, welche fast in allen Naturwissenschaften Anwendung gefunden haben. Auch die physikalischen Kräfte existiren nicht an und für sich, sondern nur in den Erscheinungen, die wir als ihre Wirkungen bezeichnen; vollends die physiologischen Vermögen, Ernährung, Contractilität, Sensibilität u. s. w., sind nichts als »leere Möglichkeiten«. Ebenso sind Schwere, Wärme, Assimilation, Reproduction u. s. w. Gattungsbegriffe, abstrahirt aus einer gewissen Zahl übereinstimmender Erscheinungen, welche in ähnlicher Weise wie die Gattungsbegriffe der innern Erfahrung in Kräfte oder Vermögen umgewandelt worden sind, die nun zur Erklärung der Erscheinungen selber dienen sollen. Wenn wir Empfinden, Denken u. s. w. Aeusserungen der Seele nennen, so scheint in der That der Satz, die Seele besitze das Vermögen zu empfinden, zu denken u. s. w., der unmittelbare Ausdruck einer Begriffsbildung, die wir überall da vollziehen, wo ein Gegenstand Wirkungen zeigt, für welche wir in ihm selbst Ursachen voraussetzen müssen. Wider diese Anwendung des Kraftbegriffs im Allgemeinen hat nun auch Herbart nichts einzuwenden. Aber er unterscheidet von der Kraft das Vermögen. Kraft setze man überall voraus, wo man den Erfolg als unausbleiblich unter den gehörigen Bedingungen ansehe. Von einem Vermögen rede man dann, wenn ein Erfolg beliebig eintreten oder auch ausbleiben könne [3].

Gegen diese Unterscheidung hat man vielleicht mit Recht geltend gemacht, dass sie sich auf einen Begriff des Vermögens stütze, welcher der unwissenschaftlichsten Form der psychologischen Vermögenstheorie entnommen sei [4]. Dennoch muss zugegeben werden, dass jener Unterschied der Bezeichnung nicht bedeutungslos ist. Der Begriff der Kraft hat durch die Entwicklung der neuern Naturwissenschaft die Bedeutung eines Beziehungsbegriffs erhalten, der überall auf wechselseitig sich bestimmende Bedingungen zurückführt, und der in sich zusammenfällt, sobald man die eine Seite der Bedingungen hinwegnimmt, aus deren Zusammenwirken die Aeusserung der Kraft hervorgeht. Ein richtig gebildeter Kraftbegriff ist es also z. B., wenn alles Streben zur Bewegung, das

1) Herbart, Werke, Bd. 7, S. 611. 2) Herbart, Werke, Bd. 5, S. 214.
3) Werke, Bd. 7, S. 610. 4) J. B. Meyer, Kant's Psychologie, S. 116.

auf der Beziehung der Körper zu einander beruht, aus einer Gravitationskraft abgeleitet wird, durch welche die Körper wechselseitig ihre Lage im Raume bestimmen. Ein voreiliger Kraftbegriff aber ist es, wenn man die Fallerscheinungen auf eine jedem Körper an und für sich innewohnende Fallkraft zurückführt. Sobald man in dieser Weise die in einem gegebenen Object vorhandenen Bedingungen gewisser Erscheinungen in eine dem Object zukommende Kraft umwandelt, ohne sich auch nach den äussern Bedingungen umzusehen, so fehlt es offenbar an jedem Massstabe, um zu entscheiden, ob eine Verschiedenheit der Wirkungen desselben Objects von einer Verschiedenheit der in ihm vorhandenen oder aber der äusseren Bedingungen herrühre. Es wird daher bald Getrenntes vereinigt, bald — und dies ist der häufigere Fall — Zusammengehöriges geschieden. So sind manche der Kräfte, welche die ältere Physiologie unterschied, Zeugungs-, Wachsthums-, Bildungskraft u. s. w., ohne Zweifel nur Aeusserungen der nämlichen Kräfte unter verschiedenen Verhältnissen, und in Bezug auf die letzten Specificationen, zu welchen die Lehre von den Seelenvermögen geführt hat, z. B. die Unterscheidung von Wort-, Zahl-, Raumgedächtniss u. dgl., wird das nämliche wohl allgemein zugestanden. Aehnlich erklärte die ältere Physik die Erscheinungen der Schwere aus mehreren Kräften: den Fall aus einer Fallkraft, die Barometerleere aus dem »horror vacui«, die Planetenbewegungen aus unsichtbaren Armen der Sonne oder Cartesianischen Wirbeln. Indem von den äusseren Bedingungen der Erscheinungen abstrahirt wird, entsteht ausserdem leicht jener falsche Begriff eines Vermögens, das auf die Gelegenheit seines Wirkens wartet: die Kraft wird zu einem mythologischen Wesen verkörpert. Der Psychologie würde also Unrecht geschehen, wenn man bloss sie dieser Verirrung anklagte. Aber sie hat vor den physikalischen Naturwissenschaften das eine voraus, dass diese ihr vorgearbeitet haben, indem durch dieselben jene allgemeinen Begriffe, die der äussern und innern Erfahrung gemeinsam angehören, von den Fehlern früherer Entwicklungsstufen des Denkens gereinigt sind. Dieser Vortheil schliesst zugleich die Verpflichtung in sich von ihm Gebrauch zu machen.

Erster Abschnitt.

Von den körperlichen Grundlagen des Seelenlebens.

Erstes Capitel.

Organische Entwicklung der psychischen Functionen.

1. Merkmale und Grenzen des psychischen Lebens.

Die psychischen Functionen bilden einen Bestandtheil der Lebenserscheinungen. Sie kommen niemals zu unserer Beobachtung, ohne von den Verrichtungen der Ernährung und Reproduction begleitet zu sein. Dagegen können diese allgemeinen Lebenserscheinungen uns entgegentreten, ohne dass an den Substraten derselben zugleich diejenigen Eigenschaften bemerkt werden, die wir als seelische zu bezeichnen pflegen. Die nächste Frage, die sich einer Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Psychischen entgegenstellt, lautet daher: welche Merkmale müssen an einem belebten Naturkörper gegeben sein, um psychische Functionen bei ihm anzunehmen?

Schon diese erste Frage der physiologischen Psychologie ist von ungewöhnlichen Schwierigkeiten umgeben. Die entscheidenden Merkmale des Psychischen sind subjectiver Natur: sie sind uns nur aus dem Inhalt unseres eigenen Bewusstseins bekannt. Hier aber werden objective Kennzeichen verlangt, aus denen wir auf ein unserm Bewusstsein irgendwie ähnliches inneres Sein zurückschliessen sollen. Solche objective Kennzeichen können immer nur in gewissen körperlichen Bewegungen bestehen, die auf Empfindungen hinweisen, aus denen sie entsprungen sind. Wann aber sind wir berechtigt, die Bewegungen eines Wesens auf Empfindungen zurückzuführen? Wie unsicher die Beantwortung dieser Frage ist, namentlich wenn in dieselbe metaphysische Vorurtheile sich einmengen, dies zeigt deutlich die Thatsache, dass auf der einen

Seite der Hylozoismus geneigt ist jede Bewegung, selbst die des fallenden Steins, als eine psychische Action anzusehen, und dass auf der andern Seite der Spiritualismus eines Descartes alle seelischen Lebensäusserungen auf die willkürlichen Bewegungen des Menschen beschränken wollte. Während die erste dieser Ansichten sich jeder Prüfung entzieht, ist von der zweiten nur dies eine richtig, dass unsere eigenen psychischen Lebensäusserungen stets den Massstab abgeben müssen, nach welchem wir die ähnlichen Leistungen anderer Wesen beurtheilen. Darum werden wir auch die psychischen Functionen nicht zuerst bei ihren unvollkommensten Aeusserungen in der organischen Natur aufsuchen dürfen, sondern wir werden umgekehrt vom Menschen an abwärts gehen müssen, um die Grenze zu finden, wo das psychische Leben beginnt.

Bei Weitem nicht alle körperlichen Bewegungen, die in unserm Nervensystem ihre Quelle haben, besitzen nun den Charakter psychischer Leistungen. Wie die normalen Bewegungen des Herzens, der Athmungsmuskeln, der Blutgefässe und Eingeweide in den meisten Fällen sich vollziehen, ohne von irgend einer Veränderung unseres Bewusstseins begleitet zu sein, so finden wir auch, dass die Muskeln der äussern Ortsbewegung vielfach ohne unser Wissen und Wollen in einer bloss maschinenmässigen Weise auf Reize reagiren. Derartige Bewegungsvorgänge als psychische Functionen aufzufassen würde an sich ebenso willkürlich sein, als dem fallenden Stein Empfindung zuzuschreiben. Wenn wir aber alle diejenigen Bewegungen ausschliessen, die entweder immer ohne Betheiligung unseres Bewusstseins von statten gehen, oder bei denen eine solche wenigstens zeitweise fehlen kann, so bleiben als einzige Bewegungen, die den unzweifelhaften Charakter psychischer Lebensäusserungen immer besitzen, die willkürlichen übrig. Das uns unmittelbar gegebene subjective Kennzeichen der willkürlichen Bewegung besteht darin, dass derselben irgend eine Empfindung in unserm Bewusstsein vorangeht, die uns als die innere Ursache der Bewegung erscheint. Auch objectiv sehen wir daher eine Bewegung dann als willkürlich an, wenn sie auf bewusste Empfindungen hindeutet, als deren Wirkung wir sie auffassen.

Die praktischen Schwierigkeiten, welche der Diagnose des Psychischen im Wege stehen, sind aber mit der Feststellung dieses Merkmals noch keineswegs beseitigt. Nicht in allen Fällen lässt ein rein mechanischer Reflex oder bei den niedersten Wesen selbst eine Bewegung aus äusseren physikalischen Ursachen, wie z. B. die Imbibition quellungsfähiger Körper, die Volumänderung durch Temperaturschwankungen, mit Sicherheit von der willkürlichen Bewegung sich unterscheiden. Namentlich kommt hier in Betracht, dass es zwar Kennzeichen gibt, welche mit voller Gewissheit die

Existenz willkürlicher Bewegungen verrathen, dass aber beim Mangel dieser Kennzeichen nicht immer mit Gewissheit auf das Fehlen solcher Bewegungen, noch weniger also auf das Fehlen psychischer Functionen überhaupt geschlossen werden darf. Unsere Untersuchung kann hier immer nur diejenige untere Grenze bestimmen, bei welcher das psychische Leben nachweisbar wird; ob es nicht in Wirklichkeit schon auf einer früheren Stufe beginnt, bleibt Gegenstand blosser Muthmassung.

Das objective Merkmal willkürlicher Bewegung, welches namentlich bei längerer Beobachtung kaum täuschen kann, ist nun die Beziehung der Bewegung zu den allverbreiteten thierischen Trieben, dem Nahrungs- und Geschlechtstrieb. Zu Ortsbewegungen, welche den Charakter der willkürlichen an sich tragen, können diese Triebe nur mit Hülfe der Sinnesempfindung führen. Die unter solchen Umständen sichergestellten Willkürbewegungen, namentlich das Streben nach Nahrung, beweisen daher in der unzweideutigsten Weise die Existenz eines empfindenden Bewusstseins. Dass nun in diesem Sinne vom Menschen herab bis zu den Protozoen das Bewusstsein ein allgemeines Besitzthum lebender Wesen ist, kann nicht zweifelhaft sein. Auf den niedersten Stufen dieser Entwicklungsreihe werden freilich die Empfindungen, die das Bewusstsein vollzieht, äusserst eng begrenzt und der Wille durch die allverbreiteten organischen Triebe immer nur in einfachster Weise bestimmt sein. Gleichwohl sind die Lebensäusserungen schon der niedersten Protozoen nur unter der Voraussetzung erklärlich, dass ihnen ein Bewusstsein zu Grunde liegt, welches allein in dem Grad seiner Entwicklung von unserm eigenen verschieden ist.

Schwieriger ist nun aber die Frage, ob die psychischen Lebensäusserungen auf jener Sprosse der organischen Stufenleiter, wo wir willkürliche Körperbewegungen wahrnehmen, wirklich erst beginnen, oder ob die Anfänge derselben nicht noch weiter zurückzuverlegen sind. Ueberall, wo sich lebendes Protoplasma vorfindet, zeigt dasselbe die Eigenschaft der Contractilität: es vollführt theils auf äussere Reize, theils ohne sichtbare Einwirkung von aussen Bewegungen, die mit den Willkürbewegungen der niedersten Protozoen die grösste Aehnlichkeit besitzen, und die sich nicht aus äusseren physikalischen Einflüssen, sondern nur aus Kräften erklären lassen, welche in der contractilen Substanz selbst ihren Sitz haben. Derartige Bewegungen, die stets in dem Moment erlöschen, wo die Substanz abstirbt, zeigt sowohl der protoplasmatische Inhalt der jugendlichen Pflanzenzellen wie das im Pflanzen- und Thierreich weit verbreitet vorkommende freie Protoplasma; ja es ist wahrscheinlich, dass alle Elementarorganismen, mögen sie nun selbständig existiren oder in einen zusam-

mengesetzten Organismus eingehen, mindestens während einer gewissen Entwicklungszeit die Eigenschaft der Contractilität besitzen. So zeigen die Lymphkörper, die im Blute und in der Lymphe der Thiere, ausserdem im Eiter und als wandernde Elemente in den Geweben vorkommen, Gestaltänderungen, die sich nach ihrer äusseren Beschaffenheit von den willkürlichen Bewegungen niederster, ihnen ausserdem manchmal in der Leibesbeschaffenheit durchaus gleichender Protozoen nicht unterscheiden lassen (Fig. 1). Nur die Willkürlichkeit dieser Bewegungen lässt sich nicht nachweisen. Zwar hat man, namentlich an den farblosen Blutzellen wirbelloser Thiere, eine Aufnahme fester Stoffe beobachtet, welche sich als Nahrungsaufnahme ansehen lässt[1]). Doch fehlt hier, ebenso wie bei den mit der Ausübung von Verdauungsfunctionen verbundenen Reizbewegungen gewisser Pflanzen, jede bestimmte Hindeutung darauf, dass eine von Empfindungen bestimmte Auswahl zwischen den Nahrungsstoffen stattfinde, oder dass überhaupt zwischen dem Reiz und der Bewegung irgend ein psychologisches Zwischenglied gelegen sei[2]).



Fig. 1. Lymphkörper. *a*—*k* Gestaltänderungen der lebenden Zellen; *l* die abgestorbene Zelle.

Man findet zuweilen die Anschauung vertreten, sofern nur physikalische Bedingungen im Innern des Protoplasmas wahrscheinlich zu machen seien, aus denen die Erscheinungen der Contraction abgeleitet werden könnten, werde damit von selbst die Annahme begleitender psychischer Vorgänge hinfällig. Dies ist aber vollkommen irrig. Auch die Vorgänge in unserm eigenen Nervensystem sucht die Physiologie aus allgemeineren physikalischen Kräften abzuleiten: die Thatsachen unseres Bewusstseins bleiben davon unberührt. Erkenntnisslehre und Naturphilosophie verbieten uns physische Lebensäusserungen anzunehmen, welche nicht auf allgemeingültige physikalische Bedingungen zurückführbar wären, und die Physiologie, indem sie nach diesem Grundsatze handelt, hat denselben, sobald es ihr gelungen ist bis zur Lösung ihrer Aufgaben vorzudringen, noch immer bestätigt gefunden. Demnach kann niemals aus der physikalischen

1) Haeckel, Monographie der Radiolarien. Berlin 1862. S. 104.
2) Darwin, Insektenfressende Pflanzen. A. d. Engl. von J. V. Carus. Stuttgart 1876. Besonders Cap. X, S. 208 f.

Natur der Bewegungen, sondern immer erst aus den sie begleitenden, auf eine psychologische Verwerthung der Sinneseindrücke hinweisenden näheren Bedingungen auf die Existenz psychischer Functionen geschlossen werden. Wohl aber lehrt die Beobachtung, dass die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmas, ob wir nun psychische Lebensäusserungen an ihm nachweisen können oder nicht, im wesentlichen gleicher Art sind. Insbesondere gilt dies auch von der Contractilität und Reizbarkeit desselben. Nimmt man nun zu dieser nach der physischen Seite vollständigen Uebereinstimmung noch hinzu, dass keineswegs eine fest bestimmte Grenze sich aufzeigen lässt, bei der die Bewegungen des Protoplasmas zuerst einen psychologischen Charakter gewinnen, sondern dass von dem eingeschlossenen Protoplasma der Pflanzenzellen an durch die wandernden Lymphkörper der Thiere, die selbständigen Moneren und Rhizopoden bis zu den rascher beweglichen, mit Wimperkleid und Mundöffnung versehenen Infusorien ein allmäliger und, wie es fast scheint, stetiger Uebergang sich vollzieht, so lässt sich die Vermuthung nicht zurückweisen, dass die Fähigkeit zu psychischen Lebensäusserungen allgemein vorgebildet sei in der contractilen Substanz.

Die Annahme, dass die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen wie die Anfänge des Lebens überhaupt, muss daher vom Standpunkte der Beobachtung aus als eine durchaus wahrscheinliche bezeichnet werden. Die Frage nach dem Ursprung der geistigen Entwicklung fällt so mit der Frage nach dem Ursprung des Lebens zusammen. Kann ferner die Physiologie vermöge der durchgängigen Wechselwirkung der physischen Kräfte von der Voraussetzung nicht Umgang nehmen, dass die Lebensäusserungen in den allgemeinen Eigenschaften der Materie ihre letzte Grundlage finden, so wird die Psychologie mit dem nämlichen Rechte dem allgemeinen Substrat unserer äusseren Erkenntniss ein inneres Sein zuschreiben, welches bei der Entstehung der Lebenserscheinungen in der psychischen Seite derselben seine Entwicklung findet. Bei dieser letzten Voraussetzung darf aber niemals vergessen werden, dass jenes latente Leben der leblosen Materie weder, wie es von dem Hylozoismus geschieht, mit dem actuellen Leben und Bewusstsein verwechselt noch, wie es von dem Materialismus geschieht, als eine F u n c t i o n der Materie betrachtet werden darf. Der erstere fehlt, weil er die Lebenserscheinungen da voraussetzt, wo nicht sie selbst uns gegeben sind, sondern nur die allgemeine Grundlage, welche sie möglich macht; der letztere irrt, weil er eine einseitige Abhängigkeit annimmt, wo nur eine Beziehung gleichzeitiger, unter einander aber völlig unvergleichbarer Vorgänge stattfindet. Mit dem Begriff der materiellen Substanz bezeichnen wir die Grundlage aller

äusseren Erfahrung. Demgemäss hat dieser Begriff die Bestimmung das physische Geschehen, darunter auch die physischen Lebenserscheinungen begreiflich zu machen. Insofern uns aber unter den letzteren zugleich solche Bewegungen entgegentreten, die auf ein Bewusstsein hindeuten, können uns die Voraussetzungen über die Materie immer nur den physischen Zusammenhang jener Bewegungen begreiflich machen, niemals die begleitenden psychischen Functionen, auf die wir aus unserer eigenen inneren Wahrnehmung erst zurückschliessen. Sollte daher der Begriff der Materie in dem Sinne umgestaltet werden, dass er die Möglichkeit des physischen und des psychischen Geschehens gleichzeitig in sich enthielte, so würde er sich damit von selbst zu einem allgemeineren Substanzbegriff erweitern. Es ist klar, dass die Frage nach der Zulässigkeit einer solchen Erweiterung von der empirischen Psychologie erst am Schlusse ihrer Untersuchungen beantwortet werden kann. Bis dahin werden wir an der unmittelbar durch die Erfahrung geforderten Voraussetzung festhalten müssen, dass das psychische Geschehen regelmässig von bestimmten physischen Erscheinungen begleitet ist, und dass zwischen diesen inneren und äusseren Lebensvorgängen durchgängig gesetzmässige Beziehungen stattfinden.

2. Differenzirung der psychischen Functionen und ihrer Substrate.

Die organische Zelle in den Anfängen ihrer Entwicklung stellt entweder eine hüllenlose, in allen ihren Theilen contractile Protoplasmamasse dar, oder sie enthält bewegliches Protoplasma innerhalb einer festeren und bewegungslosen Begrenzungshaut. In diesen Formen treten uns zugleich die niedersten selbständigen Organismen entgegen, an denen wir deutlich die Merkmale der Empfindung und willkürlichen Bewegung wahrnehmen (Fig. 2). Die Substrate dieser elementaren psychischen Functionen erscheinen hier noch vollkommen ungetrennt und zugleich über die ganze Leibesmasse verbreitet. Der einzige Sinn, der deutlich functionirt, ist der Tastsinn: die Eindrücke, die auf irgend einen Theil des contractilen Protoplasmas stattfinden, lösen zunächst an der unmittelbar berührten Stelle eine Bewegung aus, die sich dann in zweckmässiger Coordination über den ganzen Körper verbreiten kann.

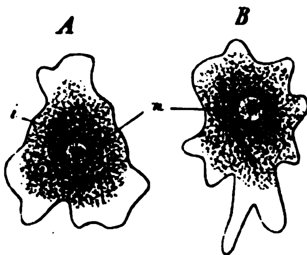


Fig. 2. Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung. *n* Kern. *i* aufgenommene Nahrung.

Eine erste Scheidung der psychischen Functionen vollzieht sich schon bei jenen Protozoen, bei denen sich aus der Umhüllungsschichte der contractilen Leibessubstanz besondere Bewegungsapparate, Cilien und Ruderfüsse, entwickelt haben (Fig. 3). Nicht selten geht diese Entwicklung Hand in Hand mit der Differenzirung der Ernährungsfunctionen, mit der Ausbildung einer Nahrungsöffnung und Verdauungshöhle, zu denen häufig noch ein offenes Canalsystem hinzukommt, in welchem durch eine contractile Blase die Saftbewegung unterhalten wird. Die Wimpern, welche diesen Infusorien eine ungleich raschere Beweglichkeit verleihen, als sie den bloss aus zähflüssiger Leibesmasse bestehenden niedersten Formen der Moneren und Rhizopoden zukommt, functioniren sichtlich zugleich als Tastorgane, und, wie es scheint, sind sie ausserdem gegen Licht empfindlich. Auch der bei manchen Infusorien vorkommende rothe Pigmentfleck steht möglicher Weise zur Lichtunterscheidung in Beziehung; doch ist seine Deutung als primitives Sehorgan immerhin unsicher.

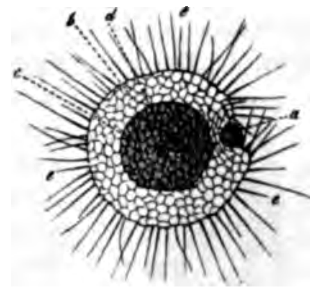


Fig. 3. Actinosphärium. *a* ein aufgenommener Bissen, welcher in die weiche Leibesmasse eingedrückt wird. *b* Corticalschichte des Körpers. *c* centrales Parenchym. *d* Nahrungsballen in dem letztern. *e* Wimpern der Corticalschichte.

Eine eingreifendere Scheidung der Functionen und ihrer Substrate vollzieht sich bei den zusammengesetzten Organismen. Indem der Keim derselben in eine Mehrheit von Zellen sich spaltet, erscheinen diese ursprünglich noch gleichartig und zeigen demnach auch nicht selten in übereinstimmender Weise die primitive Contractilität des Protoplasmas. Aber indem diese Zellen nun weiterhin nach Stoff und Form sich verändern, und indem aus ihnen selbst und aus ihren Wachsthumsproducten die Gewebe des Pflanzen- und Thierkörpers hervorgehen, scheiden sie sich zugleich immer vollständiger in Bezug auf ihre Function. Ueber den Bedingungen, welche diesem die gesammte organische Natur umfassenden Process der Differenzirung zu Grunde liegen, schwebt noch ein Dunkel. Wir sind hier ganz und gar

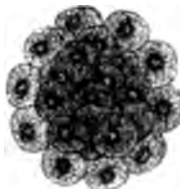

Fig. 4. Der Eidotter im letzten Stadium der Dotterfurchung.



Fig. 5. Sonderung der aus der Dotterfurchung hervorgegangenen Zellenmasse in einen peripherischen und centralen Theil (*c* und *d*).

beschränkt auf die Kenntniss der äussern Formumwandlungen, in welchen jene Entwicklung ihren Ausdruck findet.

In der Pflanze gelangen augenscheinlich die nutritiven Functionen zu einer so mächtigen Ausbildung, dass namentlich die höheren Pflanzen ausschliesslich in der Vermehrung und Neubildung organischer Substanz aufgehen. Im Thierreich dagegen besteht der Entwicklungsprocess vorwiegend in der successiv erfolgenden Scheidung der animalen von den vegetativen Functionen und in einer daran sich anschliessenden Differenzirung jeder dieser Hauptrichtungen in ihre einzelnen Gebiete. Die ursprünglich gleichartige Zellenmasse des Dotters sondert sich zuerst in eine peripherische und in eine centrale Schichte von abweichender Formbeschaffenheit (Fig. 4 und 5). Dann erweitert sich der Dotterraum zur künftigen Leibeshöhle, und es bildet sich entweder bleibend oder vorübergehend (während eines Larvenzustandes, welcher der vollständigeren Differenzirung der Körperorgane vorangeht) eine Nahrungsöffnung, durch welche die Leibeshöhle mit der Aussenwelt in Verbindung steht (Fig. 6). In diesem Stadium scheinen Empfindung und Bewegung ausschliesslich an die äussere Zellenschichte, das Ektoderm, die nutritiven Functionen an die innere, das Entoderm, gebunden zu sein. Auf einer weiteren Entwicklungsstufe bildet sich dann noch zwischen beiden eine weitere Schichte von Zellen aus, das Mesoderm, dessen Herkunft aus den beiden ersteren

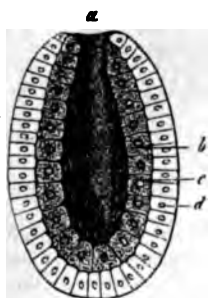


Fig. 6. Erste Differenzirung des Organismus (sogenannte Gastrulaform). *a* Mundöffnung. *b* Darmhöhle. *c* Entoderm. *d* Ektoderm.

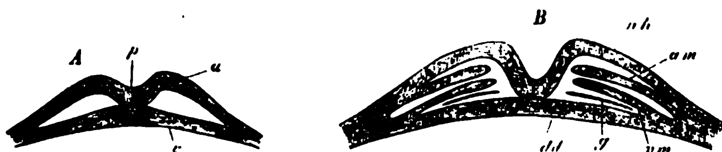


Fig. 7. Erste Sonderung der Embryonalanlage des Wirbelthierkörpers in schematischen Durchschnitten. *a* Animales Blatt (Ektoderm), *v* vegetatives Blatt (Entoderm). *nh* Nerven- und Hornblatt. *am* Animale, *vm* vegetative Muskelplatte. *dd* Darmdrüsenblatt. *g* Gefässblatt. *p* Primitivrinne und Axenstrang (Primitivstreif).

noch nicht vollkommen aufgeklärt ist, wie denn auch darüber noch Streit besteht, ob das bei der ersten Differenzirung des Keimes entstandene Lageverhältniss der einzelnen Schichten bei allen Thieren ein bleibendes und übereinstimmendes sei. Indessen verräth sich darin jedenfalls ein gleichartiger Entwicklungsprocess, dass von den Coelenteraten an bis herauf zu den Wirbelthieren mit der Trennung in drei Keimschichten

die Differenzirung der Organe beginnt[1]). Die äussere dieser Schichten wird zur Grundlage des Nervensystems und der Sinnesorgane, die innere liefert die Ernährungsapparate, die mittlere das Gefässsystem. Die Muskulatur (mit ihr bei den Wirbelthieren das Skelet) scheint ebenfalls aus dem Ektoderm hervorzugehen (Fig. 7).[2])

Mit dieser Scheidung der Organe differenziren sich zugleich die ihnen angehörenden Gewebselemente. Nachdem die Scheidung in Ektoderm und Entoderm eingetreten ist, finden sich zunächst in den Zellen des ersteren noch die Functionen der Empfindung und Bewegung vereinigt. Als eine beginnende Scheidung dieser Hauptfunctionen hat man es wohl anzusehen, wenn, wie es bei den Hydren und Medusen geschieht, die Zellen des Ektoderm nach innen contractile Fortsätze entsenden, so dass die sensorische und motorische Function noch in je einer Zelle vereinigt bleiben, aber sich auf verschiedene Gebiete derselben vertheilen (Fig. 8)[3]). Indem nun die Eigenschaften der Empfindung und der Contractilität an besondere und auch räumlich von einander entfernt liegende Zellen übergehen, entwickeln sich ausserdem verbindende Fasern, welche den functionellen Zusammenhang jener Gebilde vermitteln. Gleichzeitig aber entsteht eine dritte Gattung von Zellen, welche, in die Verbindungswege zwischen den Sinnes- und Muskelzellen eingeschaltet, die Function von Organen der Aufnahme und Uebertragung der Reize übernehmen. Die Sinneszellen sinken nun zu äusseren Hülfsorganen herab, welche lediglich zur Aufnahme der physikalischen Reizvorgänge bestimmt sind und damit zugleich eine Differenzirung erfahren haben, die sie für die Erregung durch verschiedene Formen äusserer Bewegungsvorgänge geeignet macht. Ebenso werden die contractilen Zellen zu Hülfsorganen, welche die auf sie übertragenen Erregungen aufnehmen und in äussere Bewegungen umsetzen. Zu den Mittelpunkten der psychischen Functionen werden aber die Zellen dritter Art, die Nervenzellen, erhoben, welche durch das zwischen

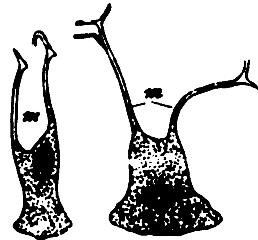


Fig. 8. Neuromuskelzellen von Hydra, nach KLEINENBERG. (Epithelmuskelzellen, HERTWIG.) m Muskelfortsätze.

1) Nur bei den niedersten Coelenteraten, den Spongien, beschränkt sich nach HAECKEL die Differenzirung des Keimes auf die Bildung der zwei ursprünglichen Keimschichten, das Ekto- und Entoderm. S. HAECKEL, Die Kalkschwämme. Berlin 1872, I, S. 469.

2) Ueber die mannigfachen Streitpunkte, die in der Lehre von der Bildung der Keimschichten noch ungeschlichtet sind, vgl. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Leipzig 1879, S. 98 f.

3) KLEINENBERG, Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872, S. 21 f. O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878, S. 157.

ihnen und den Sinnes- und Muskelzellen verlaufende System der **Nervenfasern** den Zusammenhang jener Functionen vermitteln. In den Nervenzellen verbindet sich nun erst der durch die äussern Sinnesorgane zugeführte Reizvorgang mit dem innern Process der Empfindung, und in ihnen treten mit den Willensantrieben physiologische Processe auf, welche entsprechende Bewegungen in den Muskelapparaten herbeiführen. Auf diese Weise bietet sich uns als einfachstes Schema eines Nervensystems die Verbindung einer central gelegenen Nervenzelle mit einer Sinneszelle auf der einen und einer contractilen Muskelzelle auf der andern Seite dar, welche, beide der Aussenwelt zugekehrt, die Aufnahme von Sinneseindrücken und die motorische Reaction auf dieselben vermitteln (Fig. 9).

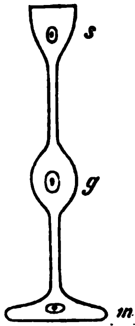


Fig. 9. Schema eines einfachen Nervensystems. *g* Nervenzelle. *s* Epitheliale Sinneszelle. *m* Muskelzelle.

Aber dieses einfachste Schema ist ohne Zweifel nirgends verwirklicht. Sobald es einmal zur Ausbildung besonderer Nervenzellen kommt, treten dieselben sofort in vielfacher Zahl auf, hinter und neben einander zu Reihen verbunden, so dass nun zahlreiche dieser Zellen erst durch die Vermittelung anderer mit den Aussengebilden in Verbindung stehen (Fig. 10). Von den Nervenzellen erster Ordnung (g_1), die wieder nach ihrem Zusammenhang mit Sinnesepithelien oder mit Muskelzellen in sensorische und motorische zerfallen, scheiden sich zunächst als Nervenzellen zweiter Ordnung (g_2) diejenigen, welche theils sensorische mit sensorischen, theils motorische mit motorischen, theils sensorische mit motorischen Nervenzellen verbinden können. Wahrscheinlich schliessen sich schon in verhältnissmässig einfach gebauten Centralorganen immer noch Zellen höherer Ordnungen an. Nothwendig ergreift mit dieser Vermehrung der centralen Elemente der Process der Differenzirung die Nervenzellen selbst. Sie gewinnen verschiedene Function je nach den Verbindungen, in die sie unter einander und mit den peripherischen Organen gebracht sind. Diejenigen, die den Endorganen näher liegen, werden zu psychischen Hülfsfunctionen verwendet, die ohne Betheiligung des Bewusstseins, also in rein mechanischer Weise von statten gehen. Andere treten in nächste Beziehung zu den nutritiven Verrichtungen: sie unterhalten und reguliren die physiologischen Vorgänge der Secretion und der Blutbewegung; damit treten sie unmittelbar ganz aus dem Connex der körperlichen Grundlagen

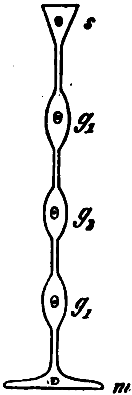


Fig. 10. Schema eines zusammengesetzten Nervensystems. *s* und *m* wie in Fig. 9. g_1, g_2 Nervenzellen erster und zweiter Ordnung.

des Seelenlebens, um nur noch in mittelbarer Weise, durch die mannigfachen Wechselwirkungen zwischen den nutritiven und den psychischen Functionen, auf die letzteren einen gewissen Einfluss zu gewinnen. Diese fortschreitende Differenzirung der Functionen und ihrer Substrate innerhalb des Nervensystems findet ihren Ausdruck in der relativen Massezunahme und in der reicheren Entwicklung der nervösen Centralorgane. Bereits bei vielen der Wirbellosen, wie bei den höheren Mollusken und den Arthropoden, namentlich aber in der Classe der Wirbelthiere tritt die dominirende Bedeutung des centralen Nervensystems schon in der frühesten Zeit der Entwicklung hervor. Unmittelbar nach der Trennung der Bildungsmassen in die zwei Schichten der Keimanlage bildet sich inmitten des Ektoderms eine nach oben offene Rinne, in deren Tiefe ein dunkler Streif, der Primitivstreif, die Körperaxe des künftigen Organismus bezeichnet (Fig. 7 und Fig. 11). Jene Rinne schliesst sich später zum Rückenmark, und die vorderste, bald rascher wachsende Abtheilung derselben ist die Anlage, aus der sich das Gehirn entwickelt. Hiermit beginnen diejenigen Differenzirungen der Functionen und ihrer Substrate, deren Untersuchung die Aufgabe der folgenden Capitel sein wird. Wir werden dabei ausgehen von einer allgemeinen Betrachtung der Elemente dieser Substrate. Daran wird sich anschliessen eine übersichtliche Darstellung der Formentwicklung der Nervencentren, welche der nächste Ausdruck der Differenzirung ihrer Functionen ist. Hiermit sind die Grundlagen gewonnen für die schwierige Untersuchung der Verbindungen der Elementartheile oder des Verlaufs der nervösen Leitungsbahnen innerhalb der Centralorgane. In diesen Verbindungen massenhafter Systeme von Nervenzellen unter einander und mit peripherischen Endapparaten sind endlich die Bedingungen enthalten für das Verständniss der physiologischen Function der Centraltheile. Nachdem wir so die in der Structur und Function des Nervensystems gegebenen körperlichen Grundlagen des Seelenlebens erörtert haben, wird sich schliesslich die Frage nach der allgemeinen Natur und den Bedingungen der im Nervensystem wirksamen Kräfte erheben: diese



Fig. 11. Fruchthof des Kaninchens mit der Embryonalanlage. *a* Primitivrinne mit dem Primitivstreif in der Tiefe. *b* Embryonalanlage. *c* Innerer leyerförmiger Theil des Fruchthofs. *d* Aeusserer kreisrunder Theil desselben.

letzte Frage versucht die physiologische Mechanik der Nervensubstanz zu beantworten.

Zweites Capitel.

Bauelemente des Nervensystems.

1. Formelemente.

In die Zusammensetzung des Nervensystems gehen dreierlei Formelemente ein: erstens Zellen von eigenthümlicher Form und Structur, die Nervenzellen oder Ganglienzellen, zweitens faserige oder röhrenförmige Gebilde, welche als Fortsätze dieser Zellen entstehen, die Nervenfasern oder Nervenröhren, und drittens eine bald formlose, bald faserige Zwischensubstanz, welche man im allgemeinen dem Bindegewebe zurechnet. Die Nervenzellen machen einen wesentlichen Bestandtheil aller Centraltheile aus. In den höheren Nervencentren sind sie aber auf bestimmte Gebiete beschränkt, die theils durch ihren grösseren Reichthum an Blutcapillaren, theils durch Pigmentkörnchen, die sowohl im Protoplasma der Zellen wie in der umgebenden Intercellularsubstanz angehäuft sind, eine dunklere Färbung besitzen. Durch die Begrenzung dieser grauen Substanz gegen die weisse oder Marksubstanz lassen sich daher leicht mit freiem Auge die zellenführenden Theile der Centralorgane erkennen. Die faserigen Elemente erstrecken sich theils als Fortsetzungen der peripherischen Nerven in die Centralorgane hinein. theils verbinden sie innerhalb dieser verschiedene Gruppen von Nervenzellen mit einander. Von solchen verbindenden Fasern ist namentlich auch die graue Substanz durchsetzt. Die Nervenfaser ist somit durch das ganze Nervensystem verbreitet, während die Nervenzelle auf einzelne Orte beschränkt bleibt. Beiderlei Elemente sind aber überall eingebettet in eine Kittsubstanz. Diese bildet als weiche, grösstentheils formlose Masse den Träger der centralen Zellen und Fasern; man hat sie hier als Neuroglia oder Nervenkitt bezeichnet; als ein festeres, sehnenähnlich gefasertes Gewebe durchzieht und umhüllt sie die peripherischen Nerven in der Form des so genannten Neurilemma; als eine glasartig durchsichtige, sehr elastische Haut, welche nur an einzelnen Stellen Zellkerne führt, umkleidet sie endlich alle peripherischen und einen Theil der centralen Nervenröhren in der Gestalt der Schwann'schen Primitivscheide. Diese Kittsubstanzen bilden ein stützendes Gerüste für die

nervösen Elemente; ausserdem sind sie die Träger der Blutgefässe, und das Neurilemma verleiht den nicht durch feste Knochenhüllen geschützten peripherischen Nerven die erforderliche Widerstandskraft gegen mechanische Einwirkungen.

Die Nervenzellen entbehren wahrscheinlich überall der eigentlichen Zellhülle. Sie stellen bald runde, bald mehreckig gestaltete Protoplasmaklumpen dar (Fig. 12), welche so ausserordentliche Grössenunterschiede zeigen, dass manche kaum mit Sicherheit von den kleinen Körperchen des Bindegewebes unterschieden werden können, während andere die Sichtbarkeit mit blossem Auge erreichen und demnach zu den grössten Elementarformen des thierischen Körpers gehören. Charakteristisch für sie ist der Reichthum an Pigmentkörnern, die bald ziemlich gleichmässig im Protoplasma vertheilt sind, bald an einer Stelle vorzugsweise sich sammeln; bei den stärksten Vergrösserungen erscheint häufig der Inhalt der Zelle von feinsten Fasern durchzogen. Gegen das körnig getrübte Protoplasma contrastirt der lichte, deutlich bläschenförmige und mit einem Kernkörperchen versehene Kern. In manchen Zellen, namentlich des Sympathicus, werden mehrere Kerne beobachtet. In den Centralorganen sind die Zellen ohne weiteres in die weiche Bindesubstanz eingebettet, in den Ganglien sind sie meistens von einer bindegewebigen und elastischen Scheide umgeben, welche oft unmittelbar in die Schwann'sche Scheide einer abgehenden Nervenfaser sich fortsetzt (Fig. 12c). Obgleich nicht in allen Fällen Faserursprünge aus Zellen sich beobachten lassen, so ist es doch wahrscheinlich, dass in der Regel mehrere Nervenfasern aus einer Nervenzelle hervorgehen. Viele dieser Fortsätze sind aber so zart, dass sie leicht spurlos abreissen können.

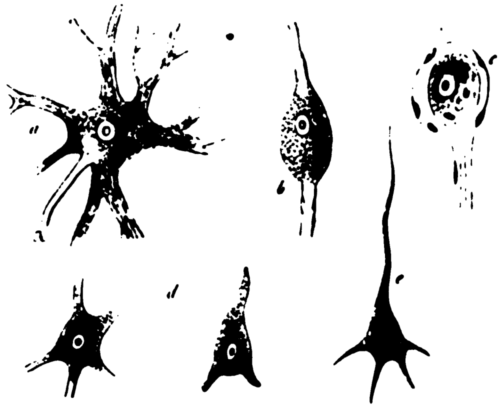


Fig. 12. Nervenzellen von verschiedener Form. *a* Vielstrahlige Zelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks, mit einem Axenfortsatz (*a*) und zahlreichen sogen. Protoplasmafortsätzen. *b* Bipolare Ganglienzelle aus dem Spinalganglion eines Fisches. *c* Zelle aus einem sympathischen Ganglion. *d* Zellen aus dem gezahnten Kern des kleinen Gehirns. *e* Pyramidalzelle aus der Grosshirnrinde.

Nicht weniger wie die Nervenzellen wechseln die Nervenfasern in ihrer Formbeschaffenheit (Fig. 13). Der grösste Theil der Cerebrospinalnervenfasern der Wirbelthiere zeigt drei Hauptbestandtheile: einen central

gelegenen cylindrischen Faden, den Axencylinder, eine diesen umhüllende Substanz, welche durch einen Zersetzungsprocess nach dem Tode sich in wulstförmigen Massen ausscheidet, die Markscheide, und endlich die SCHWANN'sche Primitivscheide. Von diesen drei Bestandtheilen ist jedoch der Axencylinder der allein wesentliche. Viele, ja wahrscheinlich die meisten Nervenfasern treten als hüllenlose Axencylinder aus centralen Zellen hervor. Erst weiterhin werden sie von der Markscheide, in der Regel in noch späterem Verlauf von der SCHWANN'schen Primitivscheide umkleidet. Die meisten centralen Nervenfasern besitzen noch eine Markscheide, aber keine SCHWANN'sche Scheide mehr; in der grauen Substanz hört vielfach auch die Markscheide auf (Fig. 13 *d*). In andern Fällen, namentlich an den peripherischen Endigungen und im Gebiet des sympathischen Nervensystems, ist der Axencylinder unmittelbar, ohne zwischengelegenes Mark, von der mit Kernen besetzten Primitivscheide

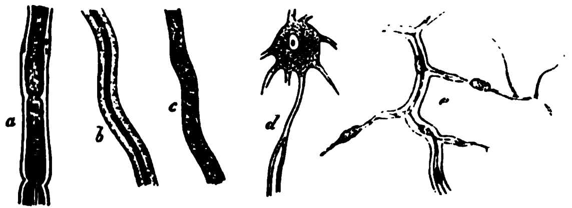


Fig. 13. Nervenfasern. *a* Cerebrospinale Nervenfaser mit Primitivscheide, Markscheide und breitem Axencylinder. *b* Eine ähnliche Faser, deren Axenfaden durch Collodium zur Gerinnung gebracht ist. *c* Sympathische Nervenfaser ohne Markscheide mit feinstreifigem Inhalt und einer mit Kernen besetzten Primitivscheide. *d* Centraler Ursprung einer Nervenfaser. *e* Peripherische Endigung einer solchen (Verzweigungen einer Hautnervenfaser).

umgeben (*c*). Die nämliche Beschaffenheit besitzen durchweg die Nervenfasern der Wirbellosen. Auch in den peripherischen Endorganen bleiben als letzte Endzweige der Nerven meistens nur noch schmale Axenfasern übrig, die sich büschel- oder netzförmig verzweigen (*e*).

Unter den genannten drei Hauptbestandtheilen der Nervenfaser besitzen die beiden inneren, die Markscheide und der Axencylinder, eine zusammengesetzte Structur. Zunächst zeigt die Verfolgung einer Nervenfaser über grössere Strecken ihres Verlaufs, dass das Mark nicht in stetigem Verlauf den Axenfaden überzieht, sondern dass dasselbe durch Einschnürungen der Primitivscheide, die sich in ziemlich regelmässigen Abständen wiederholen, in einzelne durch Querfächer getrennte cylindrische Stücke zerfällt, welche, da jedes dieser Stücke in seiner Hülle nur einen Zellkern zu führen pflegt, den Zellen, aus deren Verwachsung die ganze Faser hervorging, zu entsprechen scheinen (Fig. 14). Innerhalb eines so

durch zwei Querringe (*r*) begrenzten Faserabschnitts liegt nun aber das Mark nicht frei zwischen Primitivscheide und Axencylinder, sondern es wird gegen beide durch besondere Hüllen, eine äussere und innere (*h* und *i*) abgegrenzt, die wahrscheinlich an den Querringen in einander übergehen[1]). Ausserdem erstrecken sich längs der ganzen Faser zwischen dem Mark verbindende Fortsätze zwischen der äusseren und inneren Hülle. Dieses ganze Umhüllungssystem, welches vermuthlich die Function hat ein Zusammenfliessen des Marks zu verhindern, ist nicht bindegewebiger Natur, sondern es besteht, wie seine mikrochemischen Reactionen zeigen, aus einer dem Epithelialgewebe ähnlichen Substanz, und es ist daher als die Hornscheide des Marks bezeichnet worden[2]). Während so die Markscheide in getrennte Theile zerfällt, verläuft der Axencylinder ununterbrochen zwischen dem Ursprungs- und Endigungspunkt der Faser. Er zeigt sich aber aus zahlreichen Primitivfibrillen zusammengesetzt, welche ihm an vielen Stellen, namentlich an seinen Ursprungsorten aus Nervenzellen, ein feingestreiftes Ansehen verleihen[3]). Bei den oben erwähnten in der peripherischen Ausbreitung der Nerven vorkommenden Theilungen des Axencylinders treten demnach offenbar die Primitivfibrillen, die ihn zusammensetzen, in einzelne Bündel aus einander.

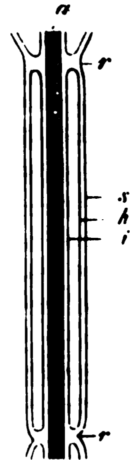


Fig. 14. Structurschema einer markhaltigen Nervenfaser. *a* Axencylinder. *s* Schwann'sche Primitivscheide. *rr* Einschnürungen ders. *h* äussere, *i* innere Hornscheide.

Der Ursprung der Nervenfasern aus den Nervenzellen bietet ein wechselndes Verhalten dar. In jedem ihrer Fortsätze nimmt die Nervenzelle entweder einen ungetheilten Axenfaden oder ein Bündel von Primitivfibrillen auf. Wie diese letzteren sich in ihr durchflechten, ob sie in ihr ganz oder theilweise endigen, oder ob Fasern, die durch den einen Fortsatz eingedrungen sind, in continuirlichem Verlauf in die Fasern eines anderen Fortsatzes übergehen: alle diese Fragen müssen noch als offene betrachtet werden. Nur das eine lässt sich fast mit Bestimmtheit aussagen, dass die Ganglienzellen nicht etwa blosse Knotenpunkte darstellen, in welchen die Nervenfasern ihre Verlaufsrichtung ändern, sondern dass in ihnen nicht selten auch die Zahl derselben bald vermehrt bald vermindert werden kann, indem in der einen Verlaufsrichtung mehr Fasern

---

1) Ranvier, Leçons sur l'histologie du système nerveux, t. I, p. 93. Paris 1878.

2) Ewald und Kühne, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, n. F. I, 5. Th. Rumpf, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg. II, S. 132f. Heidelberg 1878.

3) Max Schultze, Stricker's Gewebelehre, S. 108f. Leipzig 1871.

eintreten, als in der andern hervorkommen. Von der Art, wie in der Ganglienzelle verschiedene Fasersysteme mit einander verknüpft werden, sind aber sichtlich die hauptsächlichsten Modificationen ihrer Form abhängig. Häufig tritt ein ungetheilt bleibender starker Axencylinder in deutlichen Gegensatz zu einer grossen Zahl fibrillär zerfallender Fortsätze, welche von DEITERS[1]), dem Entdecker dieses Structurschemas, Protoplasmafortsätze genannt worden sind (Fig. 12 *a*). Der Axencylinder kommt in der Regel aus dem Centrum der Zelle hervor, während die Protoplasmafortsätze in der Peripherie derselben entspringen. Es scheint, dass solche Zellen die häufigste, wenn auch nicht die einzige Form der centralen Elemente des Cerebrospinalorgans sind: der Axenfortsatz gehört wohl in der Regel einer von der Peripherie herkommenden Nervenfaser zu, die Protoplasmafortsätze scheinen sich stets in zahlreiche Fibrillen zu spalten, welche sich schliesslich in ein feinstes Fasernetz auflösen, das, in die Neuroglia eingebettet, wahrscheinlich theils verschiedene Zellen mit einander verbindet theils, indem sich aus ihm wieder gröbere Zweige sammeln, Nervenfasern zum Ursprunge dient. In etwas abweichender, wenn auch im Ganzen ähnlicher Weise scheinen sich die Ursprungsverhältnisse in manchen Ganglienzellen des sympathischen Systems zu gestalten. Hier verlässt einerseits ein stärkerer Axenfaden, der nach Manchen aus dem Kern, nach Andern aus dem Kernkörperchen entspringt, die Zelle, während anderseits ein Netz feinster Fibrillen aus dem Protoplasma hervorkommt und in eine spiralig gedrehte Faser übergeht, die den ersten Axenfaden umwindet.

Hiernach scheint es, dass an vielen Orten eine doppelte Weise des Zusammenhangs der Ganglienzellen und der Nervenfasern existirt. Auf der einen Seite verlässt eine ungetheilte Faser in Gestalt des Axenfortsatzes die Zelle, auf der andern Seite kommen aus ihr meist zartere Fortsätze hervor, die sich sogleich weiter theilen und in ein feines Fibrillennetz übergehen, welches wahrscheinlich einer zweiten Gattung von Nervenfasern zum Ursprunge dient. Nachgewiesen ist diese doppelte Form des Zusammenhangs namentlich für die Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks, sowie für die grösseren Nervenzellen der Rinde des grossen und des kleinen Gehirns, wogegen es noch sehr zweifelhaft ist, ob an andern Stellen, wie in den Hinterhörnern des Rückenmarks, in vielen grauen Kernen des Gehirns und an den kleineren Zellen der Rinde, die Elemente dem nämlichen Structurbilde sich fügen. Insbesondere die Ganglienzellen kleinerer Gattung lassen niemals mit Sicherheit einen

---

1) DEITERS, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig 1865 S. 53 f.

Axenfortsatz erkennen, es ist also möglich, dass sie nur durch jenes die Neuroglia durchziehende Fasernetz unter einander und mit Nervenfasern in Verbindung stehen. Vielfach zeichnen sich ferner namentlich die grösseren Ganglienzellen dadurch aus, dass die Fortsätze derselben eine gewisse Constanz ihrer Richtung besitzen: so die Zellen der Rinde des grossen und kleinen Gehirns und, insbesondere bei niederen Wirbelthieren, die Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks. Die Annahme liegt hier nahe, dass durch die regelmässige Verlaufsrichtung der Fortsätze zugleich die vorherrschenden Leitungswege innerhalb des betreffenden Centralgebietes bezeichnet werden[1]). Ein directer Zusammenhang verschiedener Zellen durch verbindende Fortsätze wurde zwar vielfach angenommen, aber von den geübtesten Beobachtern selten oder niemals gesehen[2]), ein negatives Resultat, welches vielleicht davon herrührt, dass die Ganglienzellen in der Regel nur durch das feine Fasernetz innerhalb der Neuroglia mit einander verbunden sind.

Die Zusammensetzung des Axencylinders aus Primitivfibrillen liefert für verschiedene zum Theil längst bekannte Thatsachen die Erklärung. Zunächst gehört hierher das Verhalten der Nerven bei den Wirbellosen sowie der meisten sympathischen Nerven der Wirbelthiere. Beide stimmen im wesentlichen überein: jede Nervenfaser zeigt nämlich innerhalb einer von Kernen besetzten Primitivscheide einen fibrillären und häufig zugleich feinkörnigen Inhalt (Fig. 13 c). Höchst wahrscheinlich besteht daher jede solche Nervenfaser aus einem von einer Scheide umschlossenen Fibrillenbündel[3]). Sodann ist der Durchmesser der Axenfasern bei den niederen Wirbelthierclassen im allgemeinen grösser als bei den höhern[4]); es liegt daher nahe anzunehmen, dass bei den Kaltblütern in der Regel eine grössere Zahl von Primitivfibrillen in eine Nervenfaser zusammengefasst sei. Endlich findet man, dass im Mittel der Durchmesser der vorderen (motorischen) Wurzelfasern des Rückenmarks grösser ist als derjenige der hinteren (sensibeln)[5]). Nun machen es die physiologischen Thatsachen höchst wahrscheinlich, dass es einen wesentlichen Unterschied in den innern Eigenschaften zwischen sensibeln und motorischen Nervenfasern nicht gibt. Existirte aber ein solcher, und fände er in jenen Durchmesserunterschieden seinen Ausdruck, so wäre offenbar eine grössere Constanz derselben zu erwarten, während doch gelegentlich in den vorderen Wurzelfasern schmälere und in den hinteren breitere Fasern vorkommen. Dagegen ist es leicht denkbar, dass die Primitivfibrillen meistens in den motorischen Wurzelfasern zu grösseren Bündeln vereinigt werden als in den sensibeln. Den Grund dieses Verhältnisses kann man

1) Meynert, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie, 1. Jahrg. 1867, S. 198 f.
2) Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Ruckenmark, S. 67.
3) Leydig, Histologie des Menschen und der Thiere. Frankf. 1856, S. 59. Waldeyer, Zeitschr. f. ration. Med. 3. R. Bd. 20, S. 24. Solbrig, Die feinere Structur der Nervenelemente bei den Gasteropoden, S. 43. Leipzig 1872. H. v. Jhering, Vergl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, S. 28. Leipzig 1877.
4) Todd, art. nervous system in Cyclopäd. of anatom. vol. III, p. 593.
5) Henle, Allgem. Anatomie. Leipzig 1841, S. 669.

dann darin vermuthen, dass bei der Innervation der Muskeln, wie das Phänomen der unwillkürlichen Mitbewegung lehrt, leicht eine grössere Zahl von Leitungselementen gemeinsam functionirt, während der Bau und die Function der Sinnesorgane eine schärfere Scheidung der Erregungen erforderlich machen.

Auf die Zusammensetzung des Axencylinders hat M. SCHULTZE die hypothetische Vorstellung gegründet, die Primitivfibrillen endigten niemals innerhalb der centralen Zellen, sondern änderten nur ihre Verlaufsrichtung, so dass ihr Anfang und Ende in den peripherischen Organen, einerseits in den Muskeln, anderseits in den Sinnesapparaten, gelegen wären [1]. Aber in den physiologischen Verhältnissen, auf die sie sich zunächst stützt, liegt für eine solche Hypothese durchaus kein Grund vor. Insbesondere würden sich die Erscheinungen der stellvertretenden Function, der Mehrheit der Leitungswege für eine und dieselbe peripherische Provinz, der functionellen Verbindung beider Hälften des Centralorgans [2] nur in der gezwungensten Weise mit derselben vereinigen lassen. Dazu kommt schliesslich, dass ihr sogar anatomische Thatsachen, namentlich der Ursprung vieler centraler Fasern aus einem Terminalnetz und die Vereinigung der Ganglienzellen durch dasselbe, zu widersprechen scheinen.

2. Chemische Bestandtheile.

Die chemischen Baustoffe, aus welchen sich die Formelemente des Nervensystems zusammensetzen, sind bis jetzt nur mangelhaft erkannt. Der grösste Theil der Umhüllungs- und Stützgewebe, nämlich das Neurilemma, die Primitivscheide und theilweise die Neuroglia der Nervencentren, gehört in die Classe der leimgebenden und der elastischen Stoffe. Nur die das Mark umgebende Hornscheide besteht aus einer dem Hornstoff der Epithelialgewebe verwandten Substanz, Neurokeratin genannt [3]. Die eigentliche Nervenmasse ist ein Gemenge von Körpern, von denen mehrere in ihren Löslichkeitsverhältnissen den Fetten ähnlich sind, während sie in ihrer chemischen Constitution mannigfach abweichen. Ausser in der Nervensubstanz sind sie in den Blut- und Lymphkörpern, im Eidotter, Sperma und in geringerer Menge noch in manchen andern Flüssigkeiten gefunden worden. Der wichtigste dieser Stoffe ist das Lecithin, ein sehr zusammengesetzter Körper, in welchem die Radicale von Fettsäuren, der Phosphorsäure und des in den meisten thierischen Fetten enthaltenen Glycerins mit einander gepaart und mit einer starken Aminbase, dem Neurin, verbunden sind [4]. Das Lecithin zeichnet sich einerseits vermöge des hohen Kohlen- und Wasserstoffgehalts durch seinen

1) M. SCHULTZE, Stricker's Gewebelehre, S. 134.

2) Vgl. Cap. IV und V.

3) EWALD und KÜHNE, Verhandl. des naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg, n. F. I, 5.

4) Die Constitution des gewöhnlichen Lecithins ist nach DIAKONOW $C_{44}H_{90}NPO_9$ = Distearylglycerinphosphorsäure + Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd (Neurin). Nach STRECKER können aber noch andere Lecithine entstehen, indem an Stelle des Radicals der Stearinsäure andere Fettsäureradicale treten.

bedeutenden Verbrennungswerth, anderseits vermöge der complexen Beschaffenheit, die es besitzt, durch seine leichte Zersetzbarkeit aus. Neben ihm findet sich ein in seiner Constitution noch unerforschter Körper, das Cerebrin, welches, da es sich beim Kochen mit Säuren in eine Zuckerart und andere unbekannte Zersetzungsproducte spaltet, zu den stickstoffhaltigen Glycosiden gerechnet wird[1]. Endlich geht Cholesterin[2], ein fast in allen Geweben und Flüssigkeiten vorkommender fester Alkohol von hohem Kohlenstoffgehalt, in ziemlich reichlicher Menge in die Zusammensetzung des Nervengewebes ein. Auch das Cerebrin und Cholesterin besitzen einen bedeutenden Verbrennungswerth, doch sind sie weniger leicht zersetzbar als das Lecithin. Neben diesen Substanzen enthält das Nervengewebe in beträchtlicher Quantität Stoffe, die man in die Classe der Eiweisskörper rechnet, deren Constitution und chemisches Verhalten aber noch kaum erforscht sind. Wir wissen nur, dass die Hauptmasse der die Eiweissreaction gebenden Stoffe in fester, gequollener Form im Gehirn und den Nerven vorkommt und dass sie durch ihre Löslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren die nächste Aehnlichkeit mit dem wichtigsten eiweissartigen Bestandtheil der Milch, dem Caseïn, zeigt.

Ueber den physiologischen Zusammenhang aller dieser Bestandtheile besitzen wir keine Aufschlüsse. Ebenso ist über die Vertheilung derselben in den einzelnen Elementartheilen des Nervengewebes wenig bekannt. Sichergestellt ist nur, dass in den peripherischen Nervenfasern der Axenfaden die allgemeinen Kennzeichen der Eiweissstoffe darbietet, während die Markscheide in ihrem physikalischen Verhalten ganz und gar einem in Wasser gequollenen Gemenge von Lecithin und Cerebrin gleicht. Ebenso besteht in den Ganglienzellen der Kern nach seinem mikrochemischen Verhalten wahrscheinlich aus einer complexen eiweissähnlichen Substanz, während in dem Protoplasma eiweissähnliche Stoffe mit Lecithin und seinen Begleitern gemengt sind. Dieselben Bestandtheile scheinen dann theilweise in die Intercellularsubstanz einzudringen.

Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass die Nervensubstanz der Sitz einer chemischen Synthese ist, in Folge deren aus den durch das Blut zugeführten complexen Nahrungsstoffen schliesslich noch complexere Körper hervorgehen, welche zugleich durch ihren hohen Verbrennungswerth eine bedeutende Summe disponibler Arbeit darstellen. Zunächst zeugt für diese Richtung des Nervenchemismus das Auftreten des Lecithins in so bedeutenden Mengen, dass eine Entstehung desselben

1) Nach W. Müller hat das Cerebrin die (empirische) Zusammensetzung $C_{37}H_{33}NO_3$.
2) $C_{26}H_{44}O$.

an Ort und Stelle offenbar wahrscheinlicher ist als eine Ablagerung aus dem Blute. Als Muttersubstanzen des Lecithins und der es begleitenden, vielleicht als Nebenproducte entstehenden Körper sind hierbei wahrscheinlich die eiweissähnlichen Stoffe der Ganglienzelle und des Axencylinders anzusehen. Dass in thierischen Elementartheilen einfachere Eiweissstoffe in zusammengesetztere übergeführt werden können, ist kaum mehr zu bezweifeln. Abgesehen von den bereits sicher beobachteten Synthesen innerhalb des Thierkörpers[1]) spricht hierfür insbesondere auch die Thatsache, dass phosphorhaltige Substanzen, welche sonst den Abuminaten in ihrer Zusammensetzung und in ihrem chemischen Verhalten ähnlich sind, unter Verhältnissen vorkommen, welche eine Bildung derselben innerhalb der thierischen Zelle äusserst wahrscheinlich machen. Ein phosphorhaltiger Körper dieser Art scheint insbesondere der Hauptbestandtheil der Zellenkerne zu sein, das Nucleïn[2]). Solche phosphorhaltige eiweissähnliche Stoffe sind, wie Hoppe-Seyler vermuthet, Zwischenstufen zwischen dem eigentlichen Eiweiss und den Lecithinkörpern. Sie scheinen häufige Begleiter der Eiweissstoffe, namentlich des Caseïns zu sein[3]). Hiernach darf man vorläufig wohl vermuthen, dass in der Ganglienzelle zunächst complexe eiweissähnliche Körper sich bilden; vielleicht ist auch der Axencylinder aus solchen zusammengesetzt. Als ein zweiter bereits auf einer Spaltung beruhender Vorgang würde dann die Bildung des Lecithins und der andern leicht verbrennlichen Nervenstoffe zu betrachten sein. Der ganze Chemismus der Nervensubstanz ist aber augenscheinlich auf die Bildung von Verbindungen gerichtet, in welchen sich ein hoher Verbrennungs- oder Arbeitswerth anhäuft. In diesem Punkte stimmt unsere Kenntniss der chemischen Bestandtheile des Nervensystems vollständig mit den Anschauungen überein, zu denen die physiologische Mechanik desselben geführt wird[4]).

---

1) E. Baumann, Die synthetischen Processe im Thierkörper. Habilitationsrede. Berlin 1878.

2) Miescher in Hoppe-Seyler's physiologisch-chemischen Untersuchungen, 4. S. 452.

3) Lubavin ebend. S. 463.

4) Vergl. Cap. VI.

Drittes Capitel.

Formentwicklung der Nervencentren.

1. Allgemeine Uebersicht.

Die früheste Entwicklungsstufe des centralen Nervensystems der Wirbelthiere haben wir bereits in jener ersten Sonderung des Keimes kennen gelernt, welche als ein dunkler Streif die Stelle des Rückenmarks und damit zugleich die Körperaxe des künftigen Organismus bezeichnet (Fig. 11, S. 29). Die weitere Folge der Entwicklungszustände lässt sich nun auf doppeltem Wege beobachten: entweder indem man unmittelbar die Genese eines höheren Wirbelthiers von der ersten Uranlage an bis zu vollendeter Ausbildung verfolgt, oder indem man die Classen und Ordnungen der Wirbelthiere von den niedersten bis zu den höchsten Stufen der Formentwicklung vergleichend an einander reiht. Beide Wege, der entwicklungsgeschichtliche und der vergleichend-anatomische, fallen zwar keineswegs vollständig zusammen, da in der Reihenfolge der Organismen eine grössere Mannigfaltigkeit der Formbildung herrscht als in der Entwicklung des einzelnen Wesens. Nichts desto weniger wird hier wie dort im allgemeinen das nämliche Entwicklungsgesetz gewonnen, indem die früheren Zustände der höheren Wirbelthiere den bleibenden Organisationsstufen der niedrigeren ähnlich sind. Wir werden beide Wege der genetischen Betrachtung gleichzeitig benützen. Denn die Entwicklungsgeschichte allein kann darüber Aufschluss geben, wie ein Zustand aus dem andern hervorgegangen ist; nur die vergleichende Anatomie aber vermag Andeutungen über die physiologische Function der Theile zu bieten, da die Stufen der Organisation sich bleibend fixirt haben müssen, wenn zugleich das physiologische Verhalten der Wesen unserer Beobachtung zugänglich sein soll.

Die Uranlage des centralen Nervensystems entwickelt sich, nachdem der Fruchthof durch rascheres Längenwachsthum eine ovale Gestalt angenommen hat. Es faltet sich dann zu beiden Seiten des Primitivstreifs das äusserste Blatt der Keimscheibe zu zwei leistenförmigen Erhebungen, welche eine Rinne zwischen sich lassen. Diese Rinne, die Primitivrinne, ist die Anlage des künftigen Rückenmarks (*p* Fig. 7, S. 26). Indem die Seitentheile derselben sich in raschem Wachsthum zuerst erheben und dann einander nähern, schliesst sich die Rinne zu einem Rohr, dem Medullarrohr, in dessen Höhle aus den ursprünglichen Bildungszellen die Entwicklung des Rückenmarks von statten geht. Das letztere enthält bei allen Wirbelthieren einen seine Längsaxe einnehmenden Rest

der ursprünglichen Höhle, den **Centralkanal**, welcher zunächst von grauer Substanz umgeben ist, die ihrerseits wieder von einer weissen Markhülle bedeckt wird, aus der in fächerförmiger Anordnung die Wurzeln der Rückenmarksnerven hervortreten.

Die erste Anlage des **Gehirns** entsteht, indem das vordere Ende des Medullarrohrs schneller zu wachsen beginnt, wodurch sich eine blasenförmige Auftreibung desselben, das **primitive Hirnbläschen**, bildet, die sich sehr bald in drei Abtheilungen, das **vordere, mittlere** und **hintere Hirnbläschen**, gliedert (Fig. 15). Theils die genetischen, theils die späteren functionellen Beziehungen dieser ursprünglichen Hirntheile legen den Gedanken nahe, dass, wie die Entwicklung des Gehirns überhaupt, so auch diese Dreitheilung, welche allen Wirbelthieren mit Ausnahme des Amphioxus gemeinsam ist, in nächstem Zusammenhang steht mit der Entwicklung der drei vorderen Sinneswerkzeuge: die nervöse Anlage der Geruchsorgane wächst nämlich unmittelbar aus dem vordern Ende der ersten, die der Gehörorgane aus den Seitentheilen der dritten Hirnblase heraus, die Augen entstehen zwar zunächst als Wachsthumsproducte des Vorderhirns, doch machen es physiologische Thatsachen zweifellos, dass das Mittelhirn die nächsten Ursprungszellen der Sehnerven enthält.

Fig. 15. Embryonalanlage eines Hundeeies, n. Bischoff. *a* Medullarrohr mit den drei Hirnblasen an seinem vorderen Ende. *a'* Erweiterung des Medullarrohrs in der Lendengegend (sinus rhomboidalis). *b* Anlage der Wirbelsäule. *c* Anlage der Körperwand. *d* Trennungsstelle des oberen und mittleren Blattes der Keimblase. *f* das untere Blatt derselben.

Von den drei ursprünglichen Hirnabtheilungen erfahren die erste und dritte, das Vorder- und Hinterhirn, die wesentlichsten Veränderungen. Beide zeigen nämlich bald an ihrem vorderen Ende ein gesteigertes Wachsthum und gliedern sich hierdurch jedes in ein Haupt- und ein Nebenbläschen. Das frühere Vorderhirn besteht nun aus Vorder- und Zwischenhirn, das frühere Hinterhirn aus Hinter- und Nachhirn (Fig. 16). Unter den so entstandenen fünf Hirnabtheilungen entspricht das Vorderhirn (*a*) den künftigen Grosshirnhemisphären, das Zwischenhirn (*b*) wird zu den Sehhügeln (thalami optici), aus dem einfach gebliebenen Mittelhirn (*c*) entwickeln sich die Vierhügel des Menschen und der Säugethiere, die Zweihügel oder lobi optici der niederen Wirbelthiere, das Hinterhirn (*d*) wird zum Kleinhirn (Cerebellum), das Nachhirn (*e*) zum verlängerten Mark. Vorn ist das Zwischenhirn, hinten das Nachhirn als Stammbläschen zu

betrachten, aus welchem dort das Vorderhirn, hier das Hinterhirn als Nebenbläschen hervorgewachsen sind. Die aus den drei Stammbläschen, Nach-, Mittel- und Zwischenhirn, sich entwickelnden Gebilde, also das verlängerte Mark, die Vier- und Sehhügel mit den unter ihnen aus dem Mark aufsteigenden Faserbündeln, nennt man auch noch im ausgebildeten Gehirn den **Hirnstamm** und stellt ihnen die Gebilde des ersten und des vierten Hirnbläschens, die Grosshirnhemisphären und das Cerebellum, als **Hirnmantel** gegenüber, weil diese Theile an den höher organisirten Gehirnen einem Mantel ähnlich den Hirnstamm umhüllen [1]).



Fig. 16. Senkrechte Medianschnitte durch Wirbelthierhirne, n. GEGENBAUR. *A* von einem jungen Selachier (Heptanchus), *B* vom Embryo der Natter, *C* von einem Ziegenembryo. *a* Vorderhirn (Hemisphärenbläschen). *s* Vorderer Deckenriss. *b* Zwischenhirn (thalami optici). *c* Mittelhirn (lobi optici, Vierhügel). *d* Hinterhirn (Cerebellum). *e* Nachhirn (verl. Mark) mit dem hinteren Deckenriss. *h* Hypophysis.

Die sämmtlichen Hirnbläschen sind, gleich dem Medullarrohr, dessen Erweiterungen sie darstellen, von Anfang an Hohlgebilde, und zwar sind sie zunächst nach aussen geschlossen, communiciren aber unter einander sowie nach rückwärts mit der Höhle des Medullarrohrs. Mit der Entwicklung der beiden Nebenbläschen aus dem vordern und hintern Stammbläschen ändert sich dies. Nun reisst nämlich die Decke der letzteren der Länge nach entzwei. Es entstehen so zwei genau in der Medianlinie gelegene spaltförmige Oeffnungen, eine vordere und eine hintere, durch welche die Höhlen des vordern und des hintern Stammbläschens frei gelegt werden. Durch den vorderen Deckenriss wird das Vorderhirn in seine beiden Hemisphären gespalten und das Zwischenhirn nach oben geöffnet (*s* Fig. 16), während das in seinem Wachsthum zurückbleibende Mittelhirn nur durch eine Längsfurche in zwei Hälften sich scheidet. Der hintere Deckenriss erfolgt an der Stelle, wo das Medullarrohr in das Gehirn übergeht (*e*). Das Hinterhirn oder Cerebellum, welches unmittelbar vor dieser Stelle hervorwächst, ist anfänglich vollständig in zwei Hälften geschieden, verwächst aber später in seiner Mittellinie. Durch jene beiden Spalten dringen in die Hirnhöhlen Blutgefässe ein, welche, indem sie die erforderliche Stoffzufuhr vermitteln, das weitere Wachsthum und die gleichzeitige Verdickung der Wandungen mittelst Ablagerung von Nervensubstanz von innen her möglich machen.

Die bis dahin erreichte Entwicklung entspricht im wesentlichen der bleibenden Organisation des Gehirns der niedersten Wirbelthiere, der Fische

1) Vergl. MIHALKOVICS, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig 1878, S. 25 f.

und nackten Amphibien (Fig. 17 und 18). Das ursprüngliche Vorderhirnbläschen ist hier meistens in zwei fast ganz getrennte Hälften geschieden, die beiden Grosshirnhemisphären, die nur noch an einer kleinen Stelle ihres Bodens zusammenhängen. Das vordere Stammbläschen oder Zwischenhirn ist in zwei paarige Hälften, die Sehhügel oder thalami optici, gespalten, welche mit ihrer Basis verwachsen bleiben. Das Hinterhirn oder Cerebellum bildet meistens eine schmale unpaare Leiste, an der jede Spur

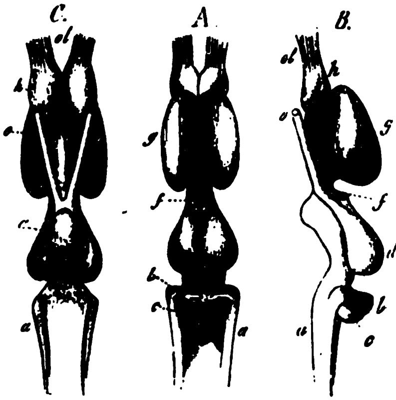


Fig. 17. Gehirn von Polypterus bichir, nach J. Müller. *A* von oben, *B* seitlich, *C* von unten. *h* Riechlappen. *g* Grosshirn. *f* Zwischenhirn (thalami). *d* Zweihügel (lobi optici). *b c* Kleinhirn. *a* Verl. Mark. *e* Hirnanhang (hypophysis) mit den lobi inferiores. *o l* Nerv. olfactorius. *o* Nerv. opticus.

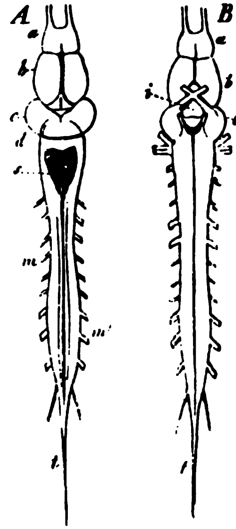


Fig. 18. Gehirn und Rückenmark des Frosches, nach Gegenbaur. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechlappen. *b* Grosshirn. *c* Zweihügel. Zwischen *b* und *c* ist in *A* ein Theil des Zwischenhirns (thalamus) sichtbar. *d* Kleinhirn. *s* Rautengrube (verl. Mark). *i* Hirntrichter (infundibulum); vor demselben die Kreuzung der Sehnerven. *m* Rückenmark. *m'* Lendenanschwellung desselben. *t* Endfaden des Rückenmarks.

einer Trennung verschwunden ist. An dem Nachhirn oder verlängerten Mark hat der hintere Deckenriss eine rautenförmige Vertiefung gebildet, unter welcher die Hauptmasse des Organs ungetrennt bleibt.

Mit der Gliederung des Gehirns in seine fünf Abtheilungen verändert sich zugleich die Form der ursprünglich eine einfache Erweiterung des medullaren Centralkanals darstellenden Hirnhöhle. Diese trennt sich entsprechend der Gliederung des Hirnbläschens zuerst in drei, dann in fünf Abtheilungen, und in Folge der Spaltung der Hemisphären wird die vorderste derselben noch einmal in zwei symmetrische Hälften, die beiden

seitlichen Hirnkammern, geschieden. Gehen wir von den letzteren aus, so hängen demnach die einzelnen Abtheilungen der Centralhöhle in folgender Weise zusammen (Fig. 19). Die seitlichen Hirnkammern (*h*), welche in der Regel vollständig von einander getrennt sind, münden in die Höhle ihres Stammbläschens, einen zwischen den Sehhügeln gelegenen spaltförmigen Raum (*z*), der durch den vorden Deckenriss nach oben geöffnet ist; er wird, indem man von vorn nach hinten zählt, als der dritte Ventrikel bezeichnet. Dieser führt dann unmittelbar in die Höhle des Mittelhirns (*m*), welche bei den Säugethieren sich ausserordentlich verkleinert, so dass sie nur als ein enger, unter den Vierhügeln hinziehender Kanal, die Sylvische Wasserleitung (aquaeductus Sylvii), den dritten Ventrikel mit der Höhle des Nachhirns verbindet. Schon bei den Vögeln gewinnt der Kanal etwas an Ausdehnung durch Ausläufer, welche er in die beiden das Mittelhirn bildenden Zweihügel hineinsendet, und bei den niederen Wirbelthieren befinden sich in diesem Hügelpaar ziemlich ausgedehnte Hohlräume, welche mit der centralen Höhle communiciren. Von den aus dem dritten Hirnbläschen hervorgegangenen Theilen, dem

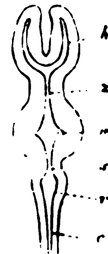


Fig. 19. Horizontaler Längsschnitt durch das Gehirn des Frosches, halb schematisch. *h* Seitliche Hirnkammer. *z* Höhle des Zwischenhirns (3. Ventrikel). *m* Höhle des Mittelhirns. *s* Verbindungskanal zwischen 3. und 4. Ventrikel (aquaeductus Sylvii). *r* Rautengrube (4. Ventrikel). *c* Centralkanal des Rückenmarks.

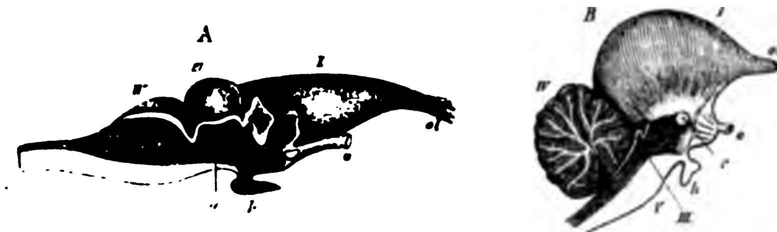


Fig. 20. Gehirn einer Schildkröte (*A*) und eines Vogels (*B*), im senkrechten Medianschnitt, nach Bojanus und Stieda. *I* Hemisphäre. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *c* Vordere Commissur. *III* Zweihügel; in *B* ist nur die beide Zweihugel vereinigende Markplatte sichtbar, die in *A* als *a* bezeichnet ist. *h* Hypophysis. *IV* Kleinhirn. *V* Verl. Mark. Hinter der vordern Commissur liegt der 3. Ventrikel, der unter der Zweihügelplatte in die Sylvische Wasserleitung übergeht; letztere führt an ihrem hintern Ende nach aufwärts in die Höhle des Cerebellum, nach abwärts in den 4. Ventrikel.

Hinter- und Nachhirn, hat jeder wieder ursprünglich seinen besonderen Hohlraum. Da nun das Hinterhirn oder Cerebellum dem Nachhirn an der Stelle, wo das letztere an das Mittelhirn grenzt, als ein sich nach hinten wölbendes Bläschen aufsitzt, so spaltet sich der Sylvische Kanal

an seinem hinteren Ende in zwei Zweige, in einen, der sich nach aufwärts wendet und in die Höhle des Cerebellum führt, und in einen andern, der geraden Weges in die Höhle des Nachhirns, der Medulla oblongata, einmündet (Fig. 20). Letztere Höhle nennt man, weil sie, wenn die Sylvische Wasserleitung nicht mitgerechnet wird, von vorn nach hinten gezählt der vierte Hohlraum des Gehirns ist, den vierten Ventrikel oder wegen ihrer rautenförmigen Gestalt die Rautengrube (r Fig. 19). Der vierte Ventrikel ist nämlich nicht mehr eine Höhle, sondern eine Grube, weil er durch den hintern Deckenriss vollständig frei gelegt ist. Wo diese Grube an ihrem hintern Ende sich schliesst, da geht sie dann unmittelbar in den Centralkanal des Rückenmarks über. Bei den Säugethieren verschwindet die Höhle des Cerebellum vollständig durch Ausfüllung des Hinterhirnbläschens mit Markmasse. Hier wird also durch seitliche Hirnkammern, dritten Ventrikel, Sylvische Wasserleitung und vierten Ventrikel das vollständige System der Hirnhöhlen gebildet. Bei den niederen Wirbelthieren kommen hierzu noch die Höhlen der Sehhügel als Erweiterungen des dritten Ventrikels, die Höhlen der Zweihügel oder lobi optici als Ausbuchtungen der Wasserleitung und die Höhle des Cerebellum als Anhang der Rautengrube. Haupt- und Nebenhöhlen werden im allgemeinen bei den niedrigen Wirbelthierordnungen umfangreicher im Verhältniss zur Hirnmasse, nähern sich demnach mehr einem embryonalen Zustande. Doch zeigen in dieser Beziehung die einzelnen Hirnabtheilungen in den verschiedenen Classen ein abweichendes Verhalten. Bei den Fischen werden die Grosshirnhemisphären und das Kleinhirn durch Ausfüllung mit Nervenmasse zu soliden Gebilden, die, weil ihr Wachsthum frühe innehält, nur eine geringe Grösse erreichen. Bei den Amphibien bleiben die zwei Seitenventrikel bestehen, aber das Cerebellum ist meistens solide. Erst bei den Reptilien und Vögeln erhält auch dieses eine geräumige Höhle, die dann aber bei den Säugethieren wiederum verschwindet. Ebenso schliessen sich bei den letztern die Seitenhöhlen des Mittelhirns, der Vier- oder Zweihügel, die bei allen niedereren Wirbelthieren, von den Fischen bis hinauf zu den Vögeln, nicht nur erhalten bleiben, sondern auch auf ihrem Boden graue Erhabenheiten entwickeln (Fig. 21), ähnlich wie solche bei Vögeln und Säugethieren in den Seiten-

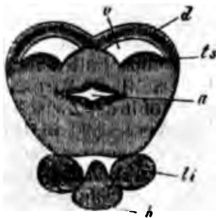


Fig. 21. Querschnitt durch das Gehirn eines Fisches (Gadus lota) in der Region der Zweihügel, vergr. nach STIEDA. *d* Decke der Zweihügel. *v* Höhle derselben. *ts* Graue Erhabenheit auf deren Boden (torus semicircularis Halleri). *a* Sylvische Wasserleitung. *li* lobi inferiores. *h* Hirnanhang (hypophysis). Weiter nach vorn münden die Höhlen der Zweihügel und der Sylvische Kanal *a* im 3. Ventrikel zusammen; fernere Ausbuchtungen führen aus dem letzteren in die lobi inferiores.

ventrikeln des grossen Gehirns in Gestalt der sogenannten Streifenhügel vorkommen.

Im Rückenmark sowohl wie im Gehirn geht die Bildung der Nervenmasse von den Zellen aus, welche die Wandungen der ursprünglichen Hohlräume zusammensetzen. Manche dieser Zellen bewahren den Charakter der Bildungszellen des Bindegewebes und vermitteln so die Ausscheidung der formlosen Zwischensubstanz oder Neuroglia. Andere aber werden zu Ganglienzellen und lassen Ausläufer sprossen, welche in Nervenfasern übergehen. Im Rückenmark strahlen die Fasern vorwiegend nach der Peripherie aus, so dass die graue Substanz um den Centralkanal zusammengedrängt und aussen von weisser Markmasse überkleidet wird. Im Gehirn bleibt dieses Verhältniss nur in den aus den drei Stammbläschen hervorgegangenen Gehirntheilen im wesentlichen bestehen. An den aus den Nebenbläschen entwickelten Gebilden aber behalten die Ganglienzellen ihre wandständige Lage, und die mit ihnen zusammenhängenden Fasern sind gegen den Innenraum der Höhlen gerichtet. Nur im Hirnstamm, also im verlängerten Mark, in den Vier- und Sehhügeln, ist daher ein die Fortsetzungen des centralen Kanals umgebender grauer Beleg von weisser Markmasse umgeben, am Hirnmantel dagegen wird das Mark aussen von einer grauen Hülle bedeckt. So haben sich zwei Formationen grauer Substanz entwickelt. Die eine, das Höhlengrau, gehört dem Rückenmark und dem Hirnstamm, die andere, das Rindengrau, dem Hirnmantel an. Die erste dieser Formationen erfährt im Gehirn noch weitere Modificationen. Schon im obersten Theile des Rückenmarks nämlich wird die graue Substanz durch weisse Markmassen unterbrochen, indem einzelne Bündel der Rückenmarksstränge ihre Lagerung an der Peripherie der grauen Substanz nicht mehr regelmässig innehalten. Im verlängerten Mark häuft sich diese Erscheinung so sehr, dass nur noch ein verhältnissmässig kleiner Theil der grauen Masse als Bodenbeleg der Rautengrube die ursprüngliche Lagerung um den Centralkanal einhält, der grösste Theil aber durch zwischentretende weisse Markfasern in einzelne Nester getrennt ist. Man pflegt solche von Mark umgebene Ansammlungen grauer Substanz als graue Kerne zu bezeichnen. Eine wesentliche Modification, welche das centrale Grau des Rückenmarks beim Uebergang in das Gehirn erfährt, besteht sonach darin, dass sich aus ihm durch den Dazwischentritt weisser Markmassen eine weitere Formation grauer Substanz absondert, welche wir als Kernformation oder Kerngrau (Ganglienngrau) bezeichnen wollen. Die Kernformation liegt in der Mitte zwischen Höhlen- und Rindengrau[1]). Geht man von der Centralhöhle aus, so trifft man zuerst auf Höhlen-

1) ARNOLD (Handbuch der Anatomie II, S. 644) und HUSCHKE (Schädel, Hirn und Seele, S. 131) unterscheiden zwei Formationen grauer Substanz, Kern- und Rinden-

grau, hierauf kommt weisse Marksubstanz, dann Kernformation, dann nochmals Mark und endlich das Grau der Rinde.

Als den nächsten Grund für das Auftreten gesonderter Kerne grauer Substanz kann man das Auftreten von Nerven betrachten, die sowohl unter sich wie mit den Ursprungspunkten der tiefer abgehenden Rückenmarksnerven in vielseitige Verbindung gesetzt sind. Solche Verknüpfungen führen nothwendig einen verwickelteren Verlauf der Nervenfasern mit sich. Während die zur Herstellung dieser Verbindung erforderliche graue Substanz an Masse zunimmt, finden zugleich die verknüpfenden Faserbündel in der Peripherie derselben keinen zureichenden Platz mehr: so bleibt nur ein Theil der grauen Masse um die Centralhöhle gelagert, der übrige wird zur Kernformation zerklüftet. Indem auf diese Weise die graue Centralmasse in einzelne Herde sich sondert, scheiden sich zugleich deutlich solche Centralgebiete, welche als unmittelbare Ursprungspunkte der Nerven dienen, von andern, welche ausschliesslich Fasern mit einander verknüpfen, die von verschiedenen directen Ursprungsorten aus centralwärts verlaufen. Jene ersteren Anhäufungen grauer Substanz, aus welchen unmittelbar peripherische Nervenfasern hervorkommen, pflegt man als Nervenkerne, die zweiten, welche zur Verbindung und Sammlung centralwärts verlaufender Fasern bestimmt sind, als Ganglienkerne zu bezeichnen. Der letztere Name hat darin seinen Grund, dass sich bei den höheren Wirbelthieren um einige dieser Kerne das Mark in besonderen, von der übrigen Hirnmasse theilweise getrennten Anhäufungen sammelt, welche man dann sammt den grauen Kernen, die sie umschliessen, Hirnganglien nennt. Einige der ursprünglichen Hirnabtheilungen gehen mit einem grossen Theil ihrer Masse in solche Hirnganglien über: so pflegt man die Sehhügel, die Vier- oder Zweihügel denselben zuzurechnen. Andere Hirnganglien entsprechen nicht ursprünglichen Hirnabtheilungen, sondern entstehen durch die Einstreuung grauer Kerne in den markigen Boden der Hirnhöhlen und bilden dann ebenfalls hügelähnliche Hervorragungen: so die bei den meisten Wirbelthieren mit Ausnahme der Säugethiere in den Höhlen der Zweihügel liegenden Hervorragungen und die Streifenhügel in den Seitenventrikeln der höheren Wirbelthiere. Uebrigens kommen auch graue Anhäufungen im Mark des Gehirns vor, welche sich nicht durch äussere Hervorragungen zu erkennen geben, und welche man doch wegen ihrer Beziehung zu den Markfasern den Ganglienkernen zurechnen muss.

---

substanz. MEYNERT (STRICKER's Gewebelehre, S. 695) führt vier Formationen auf: Höhlengrau, Gangliengrau, Rindengrau und Kleinhirngrau. Zweckmässiger lässt sich aber wohl die Rinde des Kleinhirns der Rindenformation, seine grauen Kerne der Kernformation zurechnen.

Die dritte Formation der grauen Substanz, das Rindengrau, kann nicht mehr von der ursprünglichen Auskleidung des Medullarrohrs abgeleitet werden. Denn die Rinde des Vorderhirns und des Cerebellum geht aus den Wandungen der beiden Mantelbläschen hervor, mit welchen erst später die Markfasern des Stabkranzes in Verbindung treten. Es scheint also, dass die Zellen, welche jene Wandungen zusammensetzen, von Anfang an nicht, wie die Wandzellen des Medullarrohrs und seiner Fortsetzungen im Hirnstamm, nach der Peripherie hin Faserfortsätze entsenden sondern sich centralwärts mit den vom Markkern her in sie einstrahlenden Fasern verbinden, vielleicht indem sie diese in ähnlicher Weise nur in sich aufnehmen wie die Zellen in den peripherischen Endgebilden, den Sinnesorganen, Muskeln, Drüsen. Die Zellen der Hirnrinde erscheinen so, wie sie physiologisch in gewissem Sinne ein Spiegelbild der Körperperipherie darstellen, auch genetisch als eine den peripherischen Organen gegenüberliegende Endfläche, in welche gleichwie in jene aus den grauen Kerngebilden die Fasern eintreten. Nach beiden Endflächen aber, der peripherischen und centralen, strahlen von dem eigentlichen Centrum des Nervensystems, von den grauen Massen der Höhlen- und Kernformation, die Leitungsbahnen in divergirender Richtung aus[1]).

Die bisher beschriebene Entwicklung ist bei allen Wirbelthieren zugleich mit Lageänderungen der primitiven Hirnabtheilungen gegen einander verbunden, in Folge deren das ganze Gehirn nach vorn geknickt wird und die einzelnen Abtheilungen des Stammhirns eine gegen einander geneigte Stellung annehmen. Diese Knickung, unbedeutend bei den niedersten Classen, nähert sich bei den höheren Ordnungen der Säugethiere mehr und mehr einer rechtwinkligen Beugung (vgl. Fig. 16). Ausserdem wird die Form des Gehirns dadurch modificirt, dass einzelne Hirnabtheilungen, insbesondere das Vorder- und Hinterhirn, durch ihr beträchtliches Wachsthum andere verdecken. Der Krümmungen des centralen Nerven-

---

1) Am Vorderhirn der niedersten Wirbelthierclassen, der Fische und Amphibien, kommt übrigens der graue Rindenbeleg in einer Form vor, in welcher derselbe einen Uebergang von der Kern- zur Rindenformation zu bilden scheint, indem die ganze Masse der Hemisphären von grauer Substanz durchsetzt ist, welche manchmal gegen die Oberfläche in etwas dichterer Lage sich ansammelt, zuweilen aber auch spärlicher wird, indem die meisten Nervenzellen nach innen gelagert sind (Stieda, Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 18, S. 46 und Bd. 20, S. 306, vgl. ebend. Taf. XVIII, Fig. 24). Die solide oder (bei den Amphibien) wenig ausgehöhlte Hemisphäre hat hier noch eine ähnliche Structur, wie sie jenen Ganglien zukommt, welche sich auf dem Boden der Hirnhöhlen erheben. Die frühere Ansicht der Anatomen, wonach die soliden Hemisphären der Fische nur die Analoga der Streifenhügel sein sollten, findet daher in diesen Structurverhältnissen eine gewisse Berechtigung. Genetisch entsprechen sie jedoch offenbar den Streifenhügeln und den Hemisphären: die centralere graue Substanz in ihnen wird man den ersteren, die oberflächlichere Anhäufung aber der Rinde analog setzen müssen. (Ueber die Deutung der Theile des Fischgehirns vgl. Stieda a. a. O. Bd. 18, S. 60.)

systems kann man drei unterscheiden, von denen die erste der Uebergangsstelle des Rückenmarks in das Gehirn entspricht, die zweite am Hinterhirn, die dritte am Mittelhirn auftritt (Fig. 22). Die Stärke dieser Krümmungen ist vorzugsweise durch das Wachsthum des Vorderhirns bedingt, daher mit der Entwicklung desselben die Kopfbeugung ungefähr gleichen Schritt hält[1]). In den Anfängen der Entwicklung liegt das Vorderhirn bei allen Wirbelthieren vor den übrigen Hirnabtheilungen, ohne dieselben zu bedecken. In dem Masse nun als dieser Hirntheil durch sein Wachsthum die übrigen überflügelt muss er, da seiner Ausdehnung nach vorn durch die Festheftung des Embryo an der Keimblase sich immer grössere Widerstände entgegensetzen, nach hinten wachsend zunächst das Zwischenhirn, dann auch das Mittelhirn und endlich selbst das Cerebellum überwölben; hierbei folgt er zugleich der Kopfkrümmung, indem er mit seinem hintersten das Mittel- und Hinterhirn bedeckenden Theil sich umbeugt. Je stärker die Hemisphäre wächst, um so weiter erstreckt sich der umgebogene Theil wieder gegen den Anfangspunkt seines Wachsthums zurück, um so mehr nähert sich also der um das Zwischenhirn beschriebene Bogen einem vollständigen Kreise. Auf diese Weise entsteht an der Stelle, wo die Hemisphäre dem Zwischenhirn als ihrem Stammtheil aufsitzt, eine Vertiefung, die Sylvische Grube (Fig. 22), die, wenn sich der Bogen des Wachsthums, wie es an den entwickeltsten Säugethiergehirnen der Fall ist, nahezu vollständig schliesst, zu einer engen und tiefen Spalte wird.



Fig. 22. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite, nach KÖLLIKER. *h* Hemisphäre. *m* Mittelhirn (Vierhügel). *c* Cerebellum. *mo* Verl. Mark.

Die Umwachsung des Hirnstamms durch das Vorderhirn zieht als nothwendige Folge eine Umgestaltung der seitlichen Hirnkammern nach sich. Die letzteren, die ursprünglich, der Form des Hemisphärenbläschens entsprechend, einer Hohlkugel gleichen, buchten zuerst nach hinten und dann, sobald der Bogen der Hemisphärenwölbung wieder gegen seinen Ausgangspunkt zurückkehrt, nach unten und vorn sich aus. Dabei wächst die Aussenwand des Seitenventrikels rascher als die innere oder mediane Wand desselben, welche den Hirnstamm umgibt. In dieser befindet sich ein ursprünglich aufrecht stehender Schlitz, die MONRO'sche Spalte (*a* Fig. 23), durch welche die seitliche Hirnkammer mit der Höhle des Zwischenhirns, dem 3. Ventrikel, communicirt. Vor ihr sind die beiden Hemisphären-

1) Vergl. RATHKE, Entwicklungsgeschichte der Natter, S. 34 u. f. HIS, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes, S. 129, 133.

blasen durch eine Marklamelle verwachsen (*bd*). Indem nun das Vorderhirn die übrigen Hirntheile überwölbt, folgt die Monro'sche Spalte samt ihrer vordern Grenzlamelle dieser Bewegung. Im entwickelten Gehirn hat sie daher die Form eines um das Zwischenhirn geschlungenen Bogens, welcher die Form des Hemisphärenbogens wiederholt. Sie schliesst sich übrigens bald in ihrem hinteren Abschnitt, nur der vorderste Theil bleibt offen: durch ihn treten Gefässhautfortsätze aus dem dritten Ventrikel in die seitliche Hirnkammer. Von der vor ihm gelegenen weissen Grenzlamelle wird das unterste Ende zur vordern Hirncommissur (*k*), der übrige der Hemisphärenwölbung ebenfalls folgende Theil ist die Anlage des Gewölbes. Unmittelbar über dem letzteren werden dann die beiden Hemisphären durch ein mächtiges, queres Markband, den Balken oder die grosse Commissur (*g*), mit einander vereinigt: der über dem Balken gelegene Theil der medianen Hemisphärenwand aber bildet ebenfalls einen Bogen, der durch eine besondere Furche *ff'* gegen seine Umgebung begrenzt ist: auf solche Weise entsteht der concentrisch zu dem Gewölbe verlaufende Randbogen (*h*), dessen vordere Abtheilung (*h'*) zur Bogenwindung wird, während die hintere (*h''*) in ein mit der Bogenwindung zusammenhängendes Gebilde übergeht, das von der medianen Seite her in die seitliche Hirnkammer vorragt und das Ammonshorn genannt wird. Auf die nähere Beschreibung dieser Theile, die erst im Säugethierhirn zur Entwicklung gelangen, werden wir unten bei der speciellen Betrachtung der einzelnen Theile des centralen Nervensystems zurückkommen.

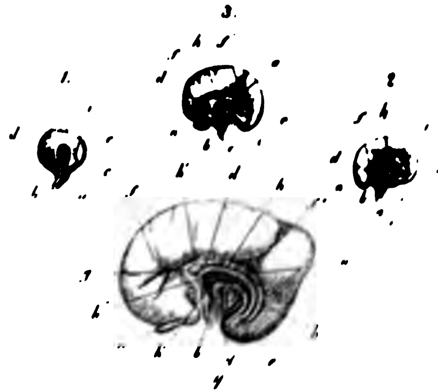


Fig. 23. Wachsthum des menschl. Vorderhirns, von der Medianseite gesehen, halb schematisch nach Fr. Schmidt. 1. Embryo aus der 6. Woche, 2. aus der 8. Woche, 3. aus der 10. Woche, 4. aus der 16. Woche. *a* Monro'scher Spalt. *b* bis *d* Vordere Grenzlamelle desselben. *c* Hirnstiel. *e* Unterer Hemisphärenlappen. *i* Hintere Begrenzung des Monro'schen Spaltes. *k* Vordere Commissur. *g* Balken. *h* Randbogen. *h'* Vorderer, *h''* hinterer Theil desselben. *ff'* Längsfurche des Hemisphärenbläschens, welche die Bogenwindung begrenzt. *n* Riechlappen.

Indem wir nunmehr zu dieser übergehen, werden wir wie bisher möglichst den genetischen Weg einhalten, dabei aber die Morphologie des menschlichen Gehirns vorzugsweise zu Grunde legen.

2. Rückenmark.

Das Medullarrohr, aus welchem das Rückenmark sich entwickelt, ist ursprünglich eine von Flüssigkeit erfüllte Röhre, deren Wandung auf ihrer inneren Seite von Bildungszellen bedeckt ist. Die letzteren wachsen und vermehren sich, einige nehmen den Charakter von Bindegewebszellen an und liefern eine formlose Intercellularsubstanz, andere werden zu Nervenzellen, indem sie Ausläufer sprossen lassen, die theils unmittelbar in die Fasern peripherischer Nerven übergehen, theils sich unter fortgesetzter Spaltung in ein Endfasernetz auflösen, in welchem wahrscheinlich centrale und peripherische Nervenfasern wurzeln. Indem alle diese Fasern vorzugsweise nach der Peripherie des Medullarrohrs hervorsprossen, rücken die zelligen Gebilde gegen das Centrum der Höhle hin (Fig. 24). Entsprechend der bilateralen Symmetrie der Körperanlage sammeln sich von Anfang an sowohl die nervösen Zellen wie die aus ihnen rechts und links hervorgehenden Nerven in symmetrische Gruppen. Jede dieser Gruppen zerfällt aber gemäss der Verbindung der Nerven mit zwei verschiedenen Theilen der Keimanlage wieder in zwei Unterabtheilungen. Diejenigen Zellen und Fasern, welche mit dem Hornblatt, der Uranlage der Sinneswerkzeuge und der sensibeln Körperbedeckung, in Verbindung treten, ordnen sich in eine hintere, durch ihre Lage den ihnen zugetheilten Keimgebilden genäherte Gruppe. Jene Nervenelemente dagegen, welche zur quergestreiften Muskulatur treten, sammeln sich in eine vordere, der animalen Muskelplatte entsprechende Gruppe. So kommt es, dass die durch den Zusammentritt der Zellen gebildete graue Substanz rechts und links in Gestalt einer hintern und einer vordern Säule auftritt, welche ringsum von weisser oder Markmasse umgeben sind. Man nennt diese Säulen nach der Form, die sie auf senkrechten Durchschnitten darbieten, die hinteren und die vorderen Hörner. In der Mitte hängt das hintere Horn jeder Seite mit dem vordern zusammen. Ebenso ordnen sich die

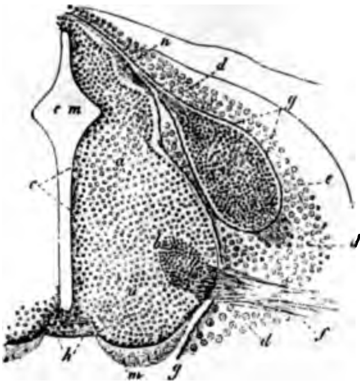


Fig. 24. Querschnitt des embryonalen Rückenmarks. (Vom Schafembryo, nach BIDDER und KUPFFER.) *cm* Die in der Schliessung begriffene Centralhöhle. *c* Epithel derselben. *a* Die graue Substanz, welche fast den ganzen Querschnitt des Rückenmarks noch einnimmt. *b* Ursprungsstelle der vordern Wurzeln *f*. *e* Spinalganglion mit der aus ihm vorkommenden hinteren Wurzel. *m* Anlage des Vorder- und Seitenstrangs. *n* Anlage des Hinterstrangs. *h* Vordere Commissur. *g* Hülle des Spinalganglions und des Rückenmarks. *d* Anlage des Rückenwirbels.

austretenden Nervenwurzeln jederseits in zwei Reihen: in die hinteren oder sensibeln und in die vorderen oder motorischen (Fig. 24 *e* und *f*). Die centrale Höhle nimmt in Folge dieser Wachsthumsverhältnisse zunächst die Gestalt eines Rhombus an, der sich nach vorn und hinten in eine Spalte fortsetzt (*cm*). Bald schliesst sich die hintere Spalte fast ganz, die vordere bleibt deutlicher, sie wird aber durch Nervenfasern geschlossen, welche von einer Seite des Marks zur andern herübertretend die vordere oder weisse Commissur bilden. Diese, die anfänglich nahe der vorderen Fläche gelegen ist (Fig. 24 *h*), rückt allmälig in die Tiefe (Fig. 25 *k*). Hinter ihr bleibt der Rest der centralen Höhle als ein äusserst enger Kanal, der Centralkanal des Rückenmarks, bestehen, um welchen die beiden Ansammlungen der grauen Substanz mit einander in Verbindung treten (*c* Fig. 25). Durch die vordere und hintere Spalte (*a* und *b*) ist das Rückenmark in zwei symmetrische Hälften getrennt; jede dieser Hälften wird dann durch die austretenden Nervenwurzeln in drei Stränge geschieden (*g*, *h*, *i* Fig. 25). Den zwischen der hintern Medianspalte und der hintern Wurzelreihe liegenden Markstrang nennt man den Hinterstrang, den zwischen der vordern Medianspalte und der vordern Wurzelreihe liegenden den Vorderstrang, endlich denjenigen Strang, der zwischen den beiden Wurzelreihen in die Höhe zieht, den Seitenstrang. In diesen Marksträngen verlaufen die Nervenfasern grossentheils vertical in der Richtung der Längsaxe des Rückenmarks. Nur die Stelle im Grund der vordern Medianspalte wird von den oben erwähnten horizontal und schräg verlaufenden Kreuzungsfasern eingenommen, welche die vordere Commissur bilden; ebenso sind in der Nähe der eintretenden Nervenwurzeln, als unmittelbare Fortsetzungen derselben in das Mark, horizontale und schräge Fasern zu finden. Die grauen Hörner sind von abweichender Gestalt, die vordern sind breiter und kürzer, die hinteren länger und schmäler. In jenen findet sich eine Menge grosser



Fig. 25. Querschnitt des Rückenmarks vom Kalbe nach A. Ecker. *a* vordere, *b* hintere Längsspalte. *c* Centralkanal. *d* Vordere, *e* hintere Hörner. *f* Gelatinöse Substanz im Umfang der letzteren. *g* Vorderstrang, *h* Seitenstrang, *i* Hinterstrang. Die quer nach der grauen Substanz tretenden Wurzelbündel des Vorder- und Hinterstrangs erscheinen hell, die Durchschnitte der vertical aufsteigenden Fasern dunkel. *k* Vordere, *l* hintere Commissur.

multipolarer Ganglienzellen, in diesen beobachtet man fast nur kleinere Zellen, auch wird ein grosser Theil der hinteren Hörner von einer formlosen Neuroglia gebildet, welche der Intercellularsubstanz des Bindegewebes verwandt ist. Theils hierdurch theils durch eine Menge feiner Fasern, welche sie durchsetzen, zeigen die hinteren Hörner gegen ihren äusseren Umfang ein helleres Ansehen; man pflegt diese Region die gelatinöse Substanz zu nennen (*f*). Nach innen von ihr (bei *e*) bemerkt man, einer Ansammlung rundlicher Ganglienzellen entsprechend, beiderseits eine compactere Säule grauweisser Substanz, die so genannten Clarke'schen Säulen. Während so die directen Ursprungspunkte der hinteren Wurzeln im Mark spärlicher mit nervösen Zellen ausgestattet scheinen als die der vordern, findet sich dort ein Lager ansehnlicher Ganglienzellen in den Verlauf der Nervenfasern nach ihrem Austritt aus dem Mark hinausgeschoben und bildet so die Spinalganglien der hintern Wurzeln (*e* Fig. 24). Die hinteren Stränge sind nicht wie die vordern durch weisse Markfasern verbunden, dagegen ziehen in der grauen Substanz hinter dem Centralkanal schmale Fasern von einem Hinterhorn zum andern und bilden so die hintere oder graue Commissur (*l* Fig. 25). Aehnliche graue Fasern umgeben den ganzen Centralkanal, dessen Binnenraum bedeckt ist von einer einfachen Lage Cylinderepithel. Zu diesem ist ein kleiner Rest der ursprünglich die Höhle des Medullarrohrs auskleidenden Bildungszellen verwendet worden.

So lange die Entwicklung der Centralorgane auf die Ausbildung des Rückenmarks beschränkt bleibt, ist damit eine gewisse Gleichförmigkeit der gesammten Organisation nothwendig verbunden. Indem in der ganzen Länge des Rückenmarks dieselbe Anordnung der Elementartheile und dasselbe Ursprungsgesetz der Nervenfasern sich wiederholen, müssen auch die sensibeln Flächen, die Bewegungsapparate, die von jenem Centralorgane beherrscht sind, der nämlichen Gleichförmigkeit ihrer Verbreitung und Ausbildung unterworfen sein. So hat sich denn in der That beim Embryo, so lange sein centrales Nervensystem nur aus dem Medullarrohr besteht, noch keines der höheren Sinnesorgane entwickelt, die Anlagen der sensibeln Körperoberfläche und des Bewegungsapparates sind gleichförmig um die centrale Axe vertheilt, nur die Stelle wo die stärkeren Nervenmassen zu den Hinterextremitäten hervorsprossen ist schon frühe durch eine Erweiterung der Primitivrinne, den sinus rhomboidalis, die nachherige Lendenanschwellung, angedeutet. Zu ihr gesellt sich später eine ähnliche übrigens schwächere Verdickung des Medullarrohrs an der Abgangsstelle der vordern Extremitätennerven, die Cervicalanschwellung [1]). Eine ähnliche Gleich-

1) Bei den Vögeln wird der sinus rhomboidalis zeitlebens nicht durch Nervenmasse geschlossen und bleibt daher als eine hinten offene Grube bestehen, ähnlich wie

förmigkeit der Organisation begegnet uns als bleibende Eigenschaft bei dem niedersten Wirbelthier, bei welchem sich die Ausbildung des centralen Nervensystems auf das Medullarrohr beschränkt, beim Amphioxus lanceolatus. Das Sehorgan dieses hirnlosen Wirbelthieres besteht aus zwei kleinen Pigmentflecken, das Geruchsorgan aus einer unpaaren becherförmigen Vertiefung am vordern Leibesende [1]), ein Gehörapparat ist bei ihm nicht nachgewiesen. So sind hier gerade diejenigen Organe in ihrer Entwicklung zurückgeblieben, welche für die erste Ausbildung der von dem Rückenmark sich absondernden höhern Centraltheile vorzugsweise bestimmend scheinen.

3. Verlängertes Mark.

Mit den Bedingungen, welche die Ausbildung der Kernformation in Gestalt von Nerven- und Ganglienkernen bestimmen, hängt es wohl unmittelbar zusammen, dass im verlängerten Mark der äussere Ursprung der peripherischen Nerven die einfache Regel, wie sie im Rückenmark befolgt ist, nicht mehr vollständig einhält, sondern dass die Nervenwurzeln mehr oder weniger verschoben erscheinen. Zwar treten diese noch annähernd in zwei Längsreihen, einer vordern und hintern, hervor, aber nur aus der vordern Seitenfurche kommen ausschliesslich motorische Wurzelfasern, die des zwölften Hirnnerven oder Zungenfleischnerven, aus der hintern oder wenigstens ihr sehr genähert entspringen dagegen sowohl sensible wie motorische Bündel, nämlich die Wurzeln aller übrigen Hirnnerven mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven und der beiden vordern ebenfalls in ihrem Ursprung weiter nach vorn verlegten Augenmuskelnerven (vgl. Fig. 31) [2]).

Bei den niederen Wirbelthieren ist der äussere Verlauf der Faserbündel noch wenig von demjenigen im Rückenmarke verschieden, nur die Hinterstränge lassen aus einander weichend die Rautengrube zu Tage treten (Fig. 17 und 18), und auf Durchschnitten zeigen sich die grauen Hörner von der centralen grauen Substanz getrennt und in den Verlauf der Vorder- und Hinterstränge hineingeschoben. Uebrigens weicht das verlängerte Mark bei den Fischen verhältnissmässig mehr vom Rückenmark ab als bei den sonst in ihrem Gehirnbau höher stehenden Amphibien und Vögeln; häufig ist es äusserlich durch seichte Furchen in mehrere Stränge

bei allen Wirbelthieren die Fortsetzung des Centralkanals im verlängerten Mark, die Rautengrube.

1) Kölliker, Müller's Archiv 1843, S. 32.

2) Nerv. oculomotorius und trochlearis. Der dritte Augenmuskelnerv (abducens) entspringt noch aus dem vordersten Theil des verl. Marks.

geschieden, die den relativ beträchtlichen Nervenkernen im Innern entsprechen [1].

Bei den Säugethieren kann man zwar wie am Rückenmark Vorder-, Seiten- und Hinterstränge unterscheiden, dieselben haben aber hier besondere Namen erhalten, weil sie theils durch den verwickelteren Verlauf der Fasern, theils durch das Auftreten von Ganglienkernen in ihrem Innern wesentlich von den entsprechend gelagerten Rückenmarkssträngen verschieden sind, auch grossentheils nicht die unmittelbaren Fortsetzungen derselben darstellen. Die vordern Stränge heissen **Pyramiden** (*p* Fig. 26); im untern Theil ihres Verlaufs kreuzen sich deren Bündel, so dass die vordere Mittelspalte ganz zum Verschwinden kommt. Diese Kreuzung erscheint wie eine mächtigere Wiederholung der in der vordern Commissur stattfindenden Kreuzung der Vorderstränge des Rückenmarks. An ihrem oberen Ende werden die Pyramiden zu beiden Seiten von den so genannten **Oliven** (*o*) begrenzt: letztere sind durch einen Ganglienkern, der auf Durchschnitten eine gezahnte Gestalt besitzt (*nd*) und daher auch der gezahnte Kern (nucleus dentatus) heisst, zu Erhabenheiten

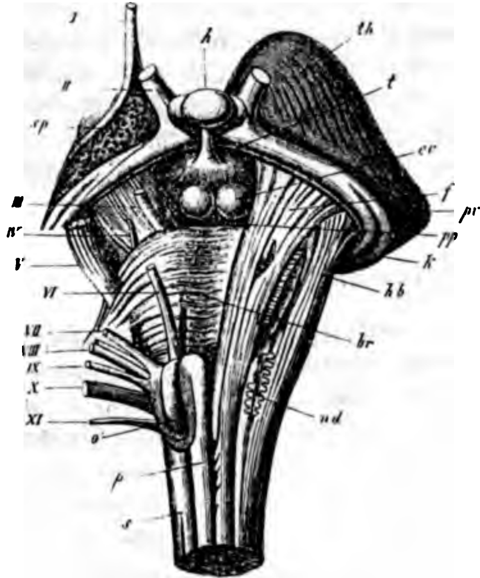


Fig. 26. Vordere Ansicht des verlängerten Marks vom Menschen, mit der Brücke und den angrenzenden Theilen der Hirnbasis. Links ist die Fortsetzung der Rückenmarksstränge durch die Brücke in den Hirnschenkel durch Zerfaserung dargestellt und die untere Fläche des Sehhügels blossgelegt. *p* Pyramide. *o* Olive. *s* Seitenstrang. *nd* Gezahnter Kern der Olive. *br* Hirnbrücke. *f* Fuss des Hirnschenkels. *hb* Haube des Hirnschenkels. Beide sind durch ein tiefes Querfaserbündel der Brücke, welches quer durchschnitten wurde, von einander getrennt. *cc* Weisse Hügelchen (corpora candicantia). *t* Grauer Hügel mit dem Hirntrichter. *h* Hirnanhang. *th* Sehhügel. *pv* Polster (pulvinar) des Sehhügels. *k* Kniehöcker. *sp* Vordere durchbrochene Substanz. *pp* Hintere durchbrochene Substanz. *I—XI* Erster bis elfter Hirnnerv. *I* Riechnerv. *II* Sehnerv. *III* Gemeinsamer Augenmuskelnerv (Oculomotorius). *IV* Oberer Augenmuskelnerv (Trochlearis). *V* Dreigetheilter Hirnnerv (Trigeminus). *VI* Aeusserer Augenmuskelnerv (Abducens). *VII* Antlitznerv (Facialis). *VIII* Hörnerv (Acusticus). *IX* Zungenschlundkopfnerv (Glossopharyngeus). *X* Lungenmagennerv (Vagus). *XI* Beinerv (Accessorius).

1) Owen, Anatomy of vertebrates vol. III, p. 278. Stieda, Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 18, Taf. II, Fig. 20 und 21.

ausgedehnt, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit der Gestalt einer Olive besitzen. Die vertical aufsteigenden Faserbündel, von welchen diese Kerne umschlossen sind, pflegt man als Hülsenstränge zu bezeichnen. Die Seitenstränge (s Fig. 26 und 27) werden vom unteren Ende des verl. Marks an schwächer, um endlich ungefähr in der Höhe, in der sich die Rautengrube eröffnet, ganz in der Tiefe zu verschwinden. Dafür nehmen die Hinterstränge äusserlich an Umfang zu; im untern Abschnitt der medulla oblongata werden sie durch eine seichte Furche in eine innere und äussere Abtheilung, den zarten und keilförmigen Strang (*fg* und *fc* Fig. 27) geschieden, welche am untern Ende der Rautengrube kolbige Anschwellungen besitzen, die von grauen Kernen in ihrem Innern herrühren. Weiter nach oben scheinen sich dann beide Abtheilungen in die Stränge fortzusetzen, welche beiderseits die Rautengrube begrenzen. Diese werden die strickförmigen Körper genannt (*pi* Fig. 27): sie sind der Masse nach die bedeutendsten Stränge des verl. Marks, enthalten ebenfalls graue Kerne in ihrem Innern und zeichnen sich durch den verschlungenen, geflechtartigen Verlauf ihrer Fasern aus. Nach oben treten die strickförmigen Körper vollständig in das Mark des kleinen Gehirns ein, sie bilden die unteren Stiele dieses Organs. Zwischen ihnen kommen auf dem Boden der Rautengrube, unmittelbar bedeckt von der Höhlenformation der grauen Substanz, zwei Stränge zum Vorschein, welche die nach vorn vom Centralkanal gelegenen Theile des Rückenmarks, also die Vorderhörner nebst den in der Tiefe gelegenen Theilen der Vorderstränge, fortzusetzen scheinen. Diese den Boden der Rautengrube ausfüllenden zumeist aus grauer Substanz bestehenden Gebilde heissen wegen ihrer

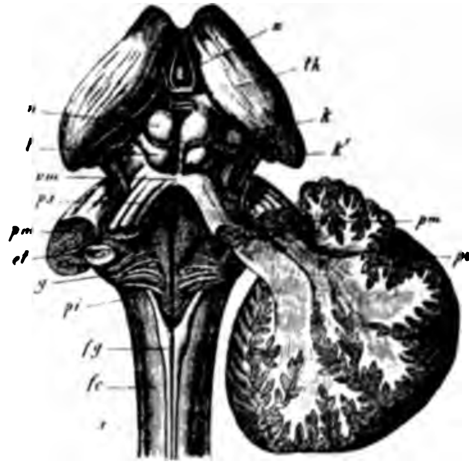


Fig. 27. Hintere Ansicht des verl. Marks vom Menschen mit den Vier- und Sehhügeln und den Kleinhirnschenkeln. Auf der rechten Seite ist die Ausstrahlung der Kleinhirnschenkel im kleinen Gehirn dargestellt. *fg* Zarter Strang (funiculus gracilis). *fc* Keilförmiger Strang (fun. cuneatus). *s* Seitenstrang. Indem diese Stränge divergiren, lassen sie die Rautengrube hervortreten, auf deren Boden die runden Erhabenheiten *el*, in der Mitte durch eine Längsfurche getrennt, sichtbar sind. *g* Gürtelfasern. *pi* Untere Kleinhirnstiele (strickförmige Körper). *pm* Mittlere Kleinhirnstiele (Brückenarme). *ps* Obere Kleinhirnstiele (Bindearme des kl. Gehirn zum grossen). *t* Hinteres, *n* vorderes Vierhügelpaar (testes und nates). *th* Sehhügel. *k* Innerer, *k'* äusserer Kniehöcker. *z* Zirbel (conarium).

convex gewölbten Form die **runden Stränge** oder **runden Erhabenheiten** (eminentiae teretes *et*); ihre graue Substanz hängt mit den meisten Nervenkernen des verl. Marks zusammen, doch sind einzelne der letztern in Folge der Zerklüftung des Marks durch weisse Stränge weiter von der Mittellinie entfernt und isolirt worden. Zu allen hier geschilderten Gebilden kommt noch schliesslich als weitere Folgeerscheinung der veränderten Structurbedingungen eine neue Formation von Fasergruppen, welche in querer Richtung das Mark umschlingen, zum Theil in die vordere Mittelspalte sowie in die Furche zwischen den Pyramiden und Oliven eintreten, zum Theil über die Rautengrube hinziehen und so im Ganzen einen sehr verwickelten, noch wenig aufgeklärten Verlauf nehmen. Das Auftreten dieses **zonalen Fasersystems** (stratum zonale, fibrae arcuatae, *g*) scheint von denselben Bedingungen abzuhängen, in welchen auch die Zerklüftung der grauen Substanz ihren Grund hat, von dem Erforderniss nämlich die Centralherde verschiedenartiger Faserstränge mit einander in Verbindung zu setzen.

4. Kleinhirn.

Am vordern Ende des verlängerten Marks tritt eine weitere wesentliche Umgestaltung der bisherigen Formverhältnisse ein durch das hier aus der Anlage des dritten Hirnbläschens hervorgewachsene **Kleinhirn**. Das letztere entfernt sich auf der niedrigsten Stufe seiner Bildung (Fig. 17 und 18) äusserlich noch wenig von der Beschaffenheit seiner ursprünglichen Anlage: es überbrückt als eine quere Leiste das obere Ende der Rautengrube und nimmt beiderseits die strickförmigen Körper in sich auf, während nach oben eine Markplatte zum Mittelhirn aus ihm entspringt (Fig. 20), beiderseits aber quere Faserzüge hervorkommen, welche gegen die untere Fläche des verlängerten Marks verlaufen und sich theils mit einander theils mit den senkrecht aufsteigenden Faserzügen der Pyramiden- und Olivenstränge zu kreuzen scheinen. Diese Verbindungsverhältnisse bleiben auch nachdem das Kleinhirn eine weitere Ausbildung erreicht hat die nämlichen. Die aus den strickförmigen Körpern in dasselbe eintretenden Bündel sind die **unteren Kleinhirnstiele** (processus ad med. oblongatam, *p i* Fig. 27), die aus ihm nach oben zum Mittelhirn tretenden Markfasern sind die **oberen Kleinhirnstiele** (processus ad corpora quadrigemina oder ad cerebrum, *p s*). Die letzteren werden durch eine dünne Markplatte vereinigt, welche die Rautengrube von oben bedeckt: das **obere Marksegel** (velum medullare superius, *v m*); dasselbe verbindet unmittelbar das Mark des kleinen Gehirns mit der nächsten Hirnabtheilung, dem Mittelhirn oder den Vierhügeln. Die aus den beiden

Seiten des Kleinhirns hervorkommenden Markstränge endlich bilden die **mittleren Kleinhirnstiele** oder **Brückenarme** (processus ad pontem, *pm*). Das durch die Vereinigung der letzteren und ihre Kreuzung mit den longitudinal aus dem verlängerten Mark aufsteigenden Marksträngen an der Basis des Hinterhirns entstehende Gebilde wird die **Brücke** (pons Varoli, *br* Fig. 26) genannt. Sie stellt ein Verbindungsglied dar einerseits in longitudinaler Richtung zwischen Nachhirn und Mittelhirn, andererseits in horizontaler Richtung zwischen den beiden Seitenhälften des Cerebellum. Aber während die vordern und hintern Kleinhirnstiele schon bei der primitivsten Ausbildung des Kleinhirns deutlich zu beobachten sind, gewinnen die mittleren erst in Folge der fortgeschrittenen Entwicklung dieses Hirntheils, namentlich seiner Seitentheile, eine solche Mächtigkeit, dass dadurch die Brücke als besonderes Gebilde zu unterscheiden ist. Noch bei den Vögeln, ebenso bei allen niederen Wirbelthieren bemerkt man an der Stelle derselben fast nur die longitudinalen Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verl. Marks (Fig. 28 *B*). Von den Stellen an, wo die Stiele des Kleinhirns hinten, vorn und seitlich in dasselbe eintreten, strahlen die Markfasern gegen die Oberfläche dieses Organs aus.

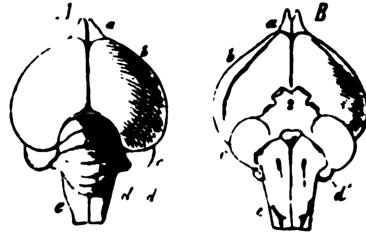


Fig. 28. Gehirn des Haushuhns, nach C. G. Carus. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechkolben. *b* Grosshirn. *c* Zweihügel. *d* Kleinhirn. *d'* Dessen rudimentäre Seitentheile. *e* Verl. Mark. *2* Nerv. opticus.

Die morphologische Ausbildung des Cerebellum vollzieht sich verhältnissmässig frühe. Bei allen Wirbelthieren ist dieser hintere Abschnitt des Hirnmantels von grauer Rinde bedeckt, welche deutlich von der das Innere einnehmenden Markfaserstrahlung geschieden ist, und schon bei den niedersten Wirbelthieren, den Fischen, zerfällt die Rinde des Kleinhirns in einige durch ihre verschiedene Färbung ausgezeichnete Schichten[1]). Im Cerebellum der Amphibien finden sich bereits Gruppen von Nervenzellen als erste Spuren von Ganglienkernen in den Verlauf der Markfasern eingeschoben, diese mehren sich bei den Vögeln, während zugleich an der Rinde die Schichtenbildung deutlicher ist und durch Faltung der Oberfläche eine Massezunahme der Rindenelemente möglich wird[2]) (Fig. 20 und 28).

Eine weitere Formentwicklung erfährt endlich das Cerebellum bei den Säugethieren, indem neben einem unpaaren mittleren Theil, welcher

1) Owsjannikoff, Bulletin de l'academie de St. Petersbourg, t. IV. Stieda, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 18, S. 34.
2) Stieda, Zeitschr. f. wissensch. Zool Bd. 18, S. 39 und Bd. 20, S. 278.

wegen seiner in quere Falten gelegten Oberfläche den Namen des Wurmes trägt, stärker entwickelte symmetrische Seitentheile vorhanden sind, die freilich bei den niedersten Säugethieren noch hinter dem Wurm zurücktreten, bei den höheren aber denselben von allen Seiten umwachsen (Fig. 29). Mit den Seitentheilen entwickeln sich auch die bei den niederen Wirbelthieren nur als schwache Querfaserzüge zur medulla oblongata angedeuteten Brückenarme zu grösserer Mächtigkeit. Die Querfalten der grauen Oberfläche nehmen an Menge zu und bieten auf Durchschnitten das Bild einer zierlichen Baumverzweigung, genannt Lebensbaum (arbor vitae, *a v* Fig. 29). Zugleich treten in der Markfaserstrahlung des Kleinhirns mächtigere Ganglienkerne auf. So findet sich namentlich bei den Säugethieren in jeder Seitenhälfte ein dem Olivenkern gleichender gezahnter Kern (nucleus dentatus cerebelli, *c n*)[1]. Andere Nester grauer Substanz von analoger Bedeutung sind in der Brücke zerstreut, ihre Zellen sind wahrscheinlich zwischen den verschiedenen hier sich kreuzenden Faserbündeln eingeschoben.

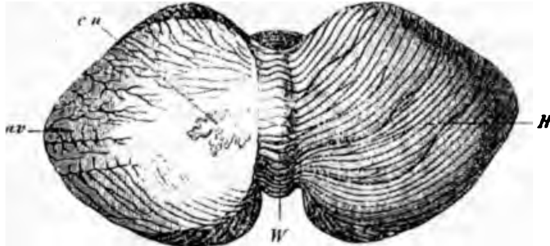


Fig. 29. Obere Ansicht des Kleinhirns vom Menschen. Auf der linken Seite ist durch einen Schrägschnitt der gezahnte Kern *cn* und der Lebensbaum *av* blossgelegt. *W* Wurm. *H* Rechte Hemisphäre.

5. Mittelhirn.

Das Mittelhirn, die den Vierhügeln der Säugethiere, den Zweihügeln oder lobi optici der niedern Wirbelthiere entsprechende Abtheilung des Hirnstamms (*n t* Fig. 27, *d* Fig. 17), enthält, da es kein Nebenbläschen, also keinen Manteltheil entwickelt, nur zwei Formationen grauer Substanz, Höhlen- und Kernformation. Die erstere umgibt als eine Schichte von mässiger Dicke die Sylvische Wasserleitung; die vordersten Nervenkerne (des Oculomotorius, Trochlearis und der oberen Quintuswurzel) stehen mit ihr in Verbindung. Ganglienkerne finden sich theils innerhalb der Zwei- oder Vierhügel, theils in den Verlauf der unter der Sylvischen Wasserleitung hingehenden Markstränge eingestreut. Diese paarigen,

1) Einige weitere kleine Kerne, von Stilling als Dachkern, Kugelkern und Pfropf beschrieben, liegen in der Markplatte, welche die beiden Kleinhirnhemisphären verbindet. Stilling, Neue Untersuchungen über den Bau des kleinen Gehirns des Menschen, S. 169 u. 238. Cassel 1878.

in der Mitte aber zusammenhängenden Markmassen, welche zunächst als Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verl. Marks erscheinen, dann aber sich durch weitere longitudinale Faserzüge verstärken, die aus den Vier- und Sehhügeln hervorkommen, werden während ihres ganzen Verlaufs von der medulla oblongata an bis zum Eintritt in die Hemisphären die **Hirnschenkel** genannt. Das Säugethiergehirn enthält in dem zum Mittelhirngebiet gehörigen Theil der Hirnschenkel zwei deutlich umschriebene Ganglienkerne, von denen der eine, durch seine dunkle Färbung ausgezeichnet, die **schwarze Substanz** (substantia nigra Sömmering) heisst (*sn* Fig. 30). Er trennt jeden Hirnschenkel in einen unteren, zugleich mehr nach aussen gelegenen Theil, den **Fuss** (basis pedunculi, *f* Fig. 30 und 26), und in einen oberen, mehr der Mittellinie

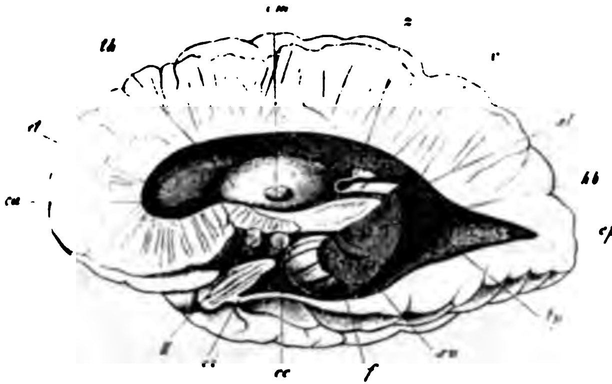


Fig. 30. Hirnschenkel und seitliche Hirnkammer der rechten Hemisphäre vom Menschen. *f* Fuss des Hirnschenkels. *sn* Schwarze Substanz. *hb* Haube. *sl* Schleife. *v* Vierhügelplatte. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* Mittlere Commissur. *cc* Corpus candicans. *st* Streifenhügel. *ca* Vorderes, *cp* hinteres, *ci* unteres Horn der seitlichen Hirnkammer. *tp* Balkentapete. *II* Sehnerv.

genäherten Theil, die **Haube** oder **Decke** (tegmentum pedunculi, *hb* ebend.). Der oberste und innerste Theil der Haube, welcher als ein am vordern Ende schleifenförmig gewundenes Markband unmittelbar die Vierhügel trägt, wird **Schleife** (laqueus) genannt (*sl* Fig. 30). Ein zweiter Kern befindet sich inmitten der Haube und wird, ebenfalls wegen seiner Farbe, als der **rothe Kern** derselben (nucleus tegmenti) bezeichnet (*hb* Fig. 35). Auf den Hirnschenkeln sitzen nun die **Vierhügel** (*v* Fig. 30), nach hinten mit dem oberen Kleinhirnstiel zusammenhängend, nach vorn und seitlich Markfasern abgebend, die theils der Haube des Hirnschenkels sich beimischen, theils in die Sehhügel übergehen, theils endlich die Ursprünge der Sehnerven bilden. Die Verbindung mit den Sehhügeln und mit den Sehnerven wird bei den Säugethieren durch die **Vierhügel**-

arme vermittelt (Fig. 27). Das vordere Vierhügelpaar hängt nämlich durch die vorderen Arme mit den Sehhügeln, das hintere durch die hinteren Arme mit dem inneren Kniehöcker zusammen. In dem Zwischenraum zwischen vorderem Vierhügelpaar und hinterem Ende der Sehhügel liegt die Zirbel (conarium) eingesenkt, ein den Lymphdrüsen verwandtes Gebilde, welches dem Gehirn nur äusserlich anhängt (*z* Fig. 27 und 30). Bei den Säugethieren sind die Vierhügel, wie schon früher bemerkt, vollkommen solide Gebilde geworden. Sie sind durch eine Markplatte verbunden, welche nach hinten unmittelbar in das obere Marksegel und nach vorn in die an der Grenze zwischen Vier- und Sehhügeln gelegene hintere Commissur übergeht (*cp* Fig. 32). In den lobi optici der niederern Wirbelthiere ist die Ausfüllung keine vollständige, sondern sie enthalten eine mehr oder weniger geräumige Höhle, die mit der Sylvischen Wasserleitung communicirt, und auf deren Boden sich jederseits eine durch Gangliengrau gebildete Hervorragung befindet (torus semicircularis Halleri, *ts* Fig. 21).

6. Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn oder Sehhügelgebiet (thalami optici) steht bei allen niederern Wirbelthieren an Grösse hinter dem Mittelhirn zurück (*f* Fig. 17), erst bei den Säugethieren übertrifft es das letztere (*th* Fig. 26, 27 und 30); doch erstreckt sich bei den Fischen eine paarige Verlängerung des Zwischenhirns nach unten zur Hirnbasis und tritt hier in Gestalt zweier halbkugeliger Erhabenheiten hervor, die unter den lobi optici und etwas nach vorn von denselben liegen. Es sind dies die unteren Lappen (lobi inferiores) des Fischgehirns (*li* Fig. 21). Sie enthalten einen Hohlraum, welcher mit dem dritten Ventrikel, jener spaltförmigen Oeffnung, die in Folge des vordern Deckenrisses das Zwischenhirn in die beiden thalami trennt, in Verbindung steht. Wo die lobi inferiores zusammenstossen hängt an ihnen ein unpaares Gebilde, der Hirnanhang (hypophysis cerebri, ebend. *h*), welches nur in seiner obern Hälfte eine Ausstülpung des Zwischenhirns, in seiner untern dagegen ein Rest embryonalen Gewebes ist, das ursprünglich dem oberen Ende des Schlundes angehörte und bei der Entwicklung der Schädelbasis mit dem Zwischenhirn verbunden blieb[1]). Die Hypophysis bleibt auch bei den höheren Wirbelthieren bestehen, bei welchen in Folge der mächtigeren Entwicklung der Hirnschenkel die lobi inferiores ganz verschwunden sind (*h* Fig. 31). Hier kommt die ganglöse Substanz des Zwischenhirns an der Hirnbasis nur

1) W. Müller, Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. 6, S. 354.

noch zwischen den aus einander weichenden Hirnschenkeln in Gestalt einer grau gefärbten Erhabenheit, des grauen Höckers (tuber cinereum), zum Vorschein, der nach vorn gegen die Hypophysis hin mit einer trichterförmigen Verlängerung, dem Hirntrichter (infundibulum), zusammenhängt (Fig. 18 und 26). Der Trichter enthält eine enge Höhle, die nach

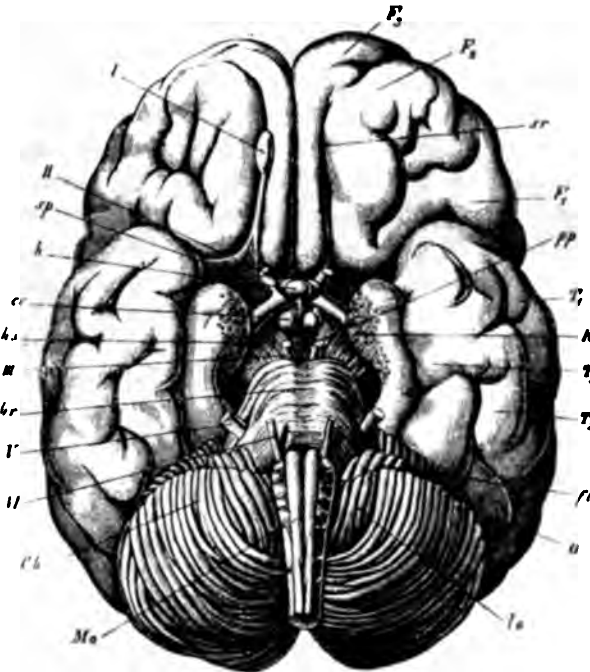


Fig. 31. Basis des menschlichen Gehirns. *Mo* Verl. Mark. *Cb* Untere Fläche des Kleinbirns. *fl* Flocke. *to* Tonsille. *br* Brücke. *hs* Hirnschenkel. *cc* Weisse Hügelchen. *h* Hirnanhang. *sp* Vordere durchbrochene Substanz (Riechfeld). *pp* Hintere durchbrochene Substanz (zwischen den aus einander weichenden Hirnschenkeln). *I* Riechnerv mit dem bulbus olfactor. (Auf der linken Seite ist derselbe entfernt.) *II* Sehnerv. *III* Nerv. oculomotorius *V* Trigeminus. *VI* Abducens. F_3 Untere Stirnwindung. F_2 Mittlere Stirnwindung. *sr* Riechfurche. F_1 Obere Stirnwindung. T_1 Obere, T_2 mittlere und T_3 untere Schläfenwindung. *O* Hinterhauptswindung. *H* Hippokampischer Lappen.

oben mit dem dritten Ventrikel communicirt. Der Eintritt kleiner Blutgefässe verleiht der grauen Substanz zwischen den Hirnschenkeln ein siebförmig durchbrochenes Ansehen, daher man diese Stelle als hintere durchbrochene Platte bezeichnet (lamina perforata posterior, *pp* Fig. 31 und Fig. 26). Bei den Säugethieren schliessen sich an den Boden des Zwischenhirns zwei markige Erhabenheiten, die weissen Hügel (corpora candicantia oder mammillaria) an *cc*; wie Trichter und Hypophysis nach vorn, so begrenzen sie, unmittelbar vor dem Abschluss der

Brücke gelegen, den grauen Hügel nach hinten; ihre genetische Bedeutung ist noch unbekannt.

Gleich dem Mittelhirn enthält auch das Zwischenhirn die graue Substanz theils als Höhlen- theils als Kernformation. Zunächst ist nämlich der Hohlraum des dritten Ventrikels von einem grauen Beleg bekleidet, welcher zugleich einen dünnen Markstrang überzieht, der die beiden Sehhügel vereinigt und die mittlere Commissur genannt wird (Fig. 30 *cm*). Dieses Höhlengrau des dritten Ventrikels erstreckt sich bis an die Hirnbasis herab, wo es in den grauen Höcker und Trichter unmittelbar übergeht. Ausserdem aber sind im Innern der Sehhügel mehrere durch Markmassen von einander getrennte Ganglienkerne eingestreut (Fig. 35 *th*). Ebensolche sind in zwei kleineren hügelähnlichen Erhabenheiten zu finden, die bei den Säugethieren den hinteren Umfang des Sehhügels begrenzen und äusserlich mit demselben zusammenhängen, in dem äusseren und inneren Kniehöcker (*k' k* Fig. 27). Mit beiden Kniehöckern ist der Ursprung des Sehnerven verwachsen, in den inneren Kniehöcker geht ausserdem der vordere Vierhügelarm über. Während der vordere und äussere Umfang des Sehhügels sich sanft abgedacht zeigt, ist nach hinten die obere von der untern Fläche desselben durch einen wulstigen Rand geschieden, den man das Polster (pulvinar) nennt (*pv* Fig. 26).

7. Vorderhirn.

Das Vorderhirn sitzt in den Anfängen seiner Entwicklung dem Zwischenhirn als eine ursprünglich einfache, später, in Folge der Fortsetzung des vordern Deckenrisses auf dasselbe, paarige Blase auf, deren beide Hälften am Boden zusammenhängen. Am vordern Ende, nahe der Abgangsstelle der Riechkolben, wird diese Verbindung stärker, so dass manchmal die Längsspalte auch an der obern Fläche auf eine kurze Strecke durch eine commissura interlobularis zum Verschwinden kommt. An der Stelle wo der Deckenriss des Zwischenhirns sich in die Längsspalte der Hemisphären fortsetzt steht ursprünglich der dritte Ventrikel mit den Aushöhlungen der beiden Hemisphärenbläschen in offenem Zusammenhang. Im Gehirn der Fische schliesst sich diese Oeffnung, ebenso wie die des zweiten Nebenbläschens, des Cerebellum, indem die Hemisphären in vollkommen solide Gebilde übergehen (*g* Fig. 17). Der dritte Ventrikel setzt sich in diesem Fall als unpaarer Spalt zwischen die Hemisphären fort [1]). Bei den höheren Wirbelthieren dagegen wuchert der Gefässfortsatz, der in den

---

1) Seitenventrikel kommen übrigens vor bei den Dipnoern, deren Gehirn in seiner Structur dem der Batrachier sich nähert, z. B. bei Lepidosiren. OWEN, Anatomy of vertebrates, vol. I, p. 282, Fig. 186.

Hohlraum des Zwischenhirns sich einsenkt, aus diesem auch in die beiden Hemisphärenbläschen. Indem nun das Zwischenhirn mit Ausnahme der als dritter Ventrikel persistirenden Spalte durch Nervenmasse ausgefüllt wird, verschliesst sich mehr und mehr jene Communicationsöffnung, so dass schliesslich nur zwei enge Oeffnungen am vordern Ende des dritten Ventrikels übrig bleiben, welche den Eintritt der Gefässe in die beiden Hirnkammern gestatten. Dies sind die MONRO'schen Oeffnungen (*mo* Fig. 32),

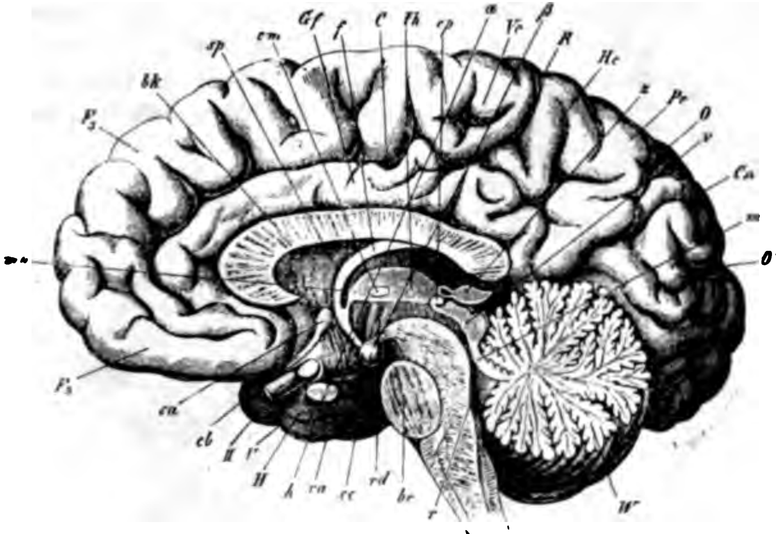


Fig. 32. Medianschnitt des menschlichen Gehirns. *r* Rautengrube. *br* Hirnbrücke. *cc* Corpus candicans. *rd* Absteigende, *ra* aufsteigende Wurzel des Gewölbes. *h* Hypophysis. *II* Sehnerv. *ca* Vordere Commissur. *cb* Weisse Bodencommissur. *mo* MONRO'sche Oeffnung. *bk* Balken. *sp* Durchsichtige Scheidewand (septum pellucidum). *f* Gewölbe (fornix). *cm* Mittlere Commissur. *th* Sehhügel. *sp* Hintere Commissur. *z* Zirbel. *v* Vierhügel. *m* Vorderes Marksegel. *W* Wurm des Cerebellum mit dem Lebensbaum. F_3 Untere Stirnwindung. *Gf* Bogenwindung (gyrus fornicatus). *C* Begrenzungsfurche der Bogenwindung (fissura calloso-marginalis). *R* ROLANDO'sche Furche. *Vc* Vordere Centralwindung. *Hc* Hintere Centralwindung. *H* Hippokampischer Lappen. *U* Hakenwindung (gyrus uncinatus). *Pr* Vorzwickel (Praecuneus). *O* Senkrechte Occipitalfurche. *Cn* Zwickel (Cuneus). *O'* Horizontale Occipitalfurche. α, β Richtungen der in Fig. 27 dargestellten Querschnitte.

die Reste der ursprünglichen MONRO'schen Spalten[1]. Sie sind vorn durch eine Markscheidewand von einander getrennt, welche die hintere Vereinigungsstelle der beiden Hemisphärenblasen darstellt. Der Boden dieser Scheidewand wird meist durch stärkere Markbündel gebildet, welche von der einen Seite zur andern ziehen, die vordere Commissur (*ca*). Schon bei den Reptilien, noch mehr aber bei den Vögeln und Säuge-

[1] Siehe oben S. 49 und Fig. 23.

thieren wachsen die Hemisphären so bedeutend, dass das Zwischenhirn von ihnen mehr oder weniger vollständig überwölbt wird. In Folge dessen buchten sich auch die seitlichen Hirnkammern nach hinten aus, und es erscheinen nun die Sehhügel nicht mehr als ein hinter den Hemisphären gelegener Hirntheil, sondern als Hervorragungen, welche mit dem grössten Theil ihrer Oberfläche in die seitlichen Hirnkammern hineinragen und nur noch mit ihrer inneren Seite dem dritten Ventrikel zugekehrt sind.

Im Vorderhirn kommt die graue Substanz in ihren drei Formationen vor: als Höhlengrau bedeckt sie die Wände des dritten Ventrikels, also namentlich die demselben zugekehrten innern Flächen der Sehhügel und die Höhle des Trichters sowie dessen ganze Umgebung, als Gangliengrau

Fig. 33. Differenzirung der Hirnganglien, nach GEGENBAUR. *A* Gehirn einer Schildkröte, *B* eines Rinderfötus, *C* einer Katze. Links ist das Dach der seitlichen Hirnkammer abgetragen, rechts ausserdem das Gewölbe entfernt; in *C* ist zugleich auf der linken Seite der Uebergang des Gewölbes in das Ammonshorn blossgelegt. *I* Grosshirn. *II* Thalami optici. *III* Lobi optici oder Vierhügel. *IV* Cerebellum. *V* Verl. Mark. *ol* Riechkolben. *st* Streifenhügel. *f* Gewölbe. *h* (in *C*) Ammonshorn. *g* (ebend.) Kniehöcker. *sr* Rautengrube.

bildet sie ansehnliche Massen, welche in den Verlauf der unter dem Sehhügel hervorkommenden Fortsetzungen der Hirnschenkel eingesprengt sind, als Rindengrau endlich überzieht sie den ganzen Hemisphärenmantel. Durch die Lagerung dieser grauen Substanzanhäufungen und ihr Verhältniss zu den Markfaserstrahlungen sind die Structurverhältnisse des Vorderhirns bedingt. Verhältnissmässig einfach gestalten sich diese, wo, wie bei den Fischen, die Hemisphären zu soliden Gebilden geworden sind, oder wo erst der Anfang einer Höhlenbildung in ihnen besteht, wie z. B. bei den Batrachiern (Fig. 19). Bei den höheren Wirbelthieren dagegen, wo theils von den Seitenventrikeln theils von der Oberfläche aus eine stärkere Massenentwicklung der Hemisphären erfolgt, tritt zugleich eine schärfere

histologische Sonderung ein. Die Ganglienkerne lagern sich hauptsächlich auf dem Boden der seitlichen Hirnkammern ab, wo sie hügelähnliche Hervorragungen bilden, die Markfasern strahlen von diesen nach allen Richtungen gegen die Hemisphärenoberfläche aus, und auf der letzteren bildet die Rinde eine gleichmässige Decke.

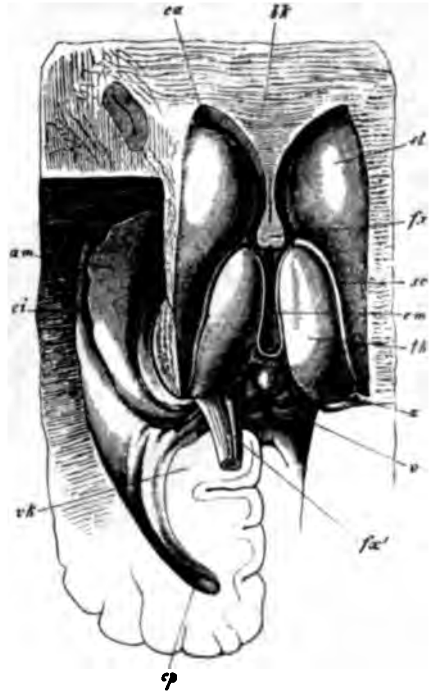


Fig. 34. Die Hirnhügel des Menschen, zum Theil nach Arnold. Links ist zugleich der untere und hintere Theil der seitlichen Hirnkammer mit dem Ammonshorn und der Vogelklaue freigelegt. *v* Vierhügel. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* Mittlere Commissur. *sc* Hornstreif (stria cornea). *st* Streifenhugel. *fx* Vorderer Theil des Gewölbes, *bk* vorderer Theil des Balkens, beide durchschnitten. *fx'* Hinterer Theil des Gewölbes zuruckgeschlagen. *ci* Unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Ammonshorn. *cp* Hinteres Horn des Seitenventrikels. *vk* Vogelklaue.

Die tiefste Lage des Bodens der seitlichen Hirnkammern wird durch die Fortsetzungen der divergirend nach oben tretenden Hirnschenkel gebildet. Auf ihnen ruhen die Sehhügel, aus welchen sich den unter ihnen nach vorn und aussen tretenden Hirnschenkelbündeln weitere verstärkende Markmassen beimischen. In diese Endausstrahlungen des Hirnschenkels am vordern und äussern Umfang des Sehhügels sind umfangreiche Ganglienkerne eingestreut, welche bewirken, dass der Boden des Seitenventrikels sich in Form eines ansehnlichen Hügels erhebt, der den Sehhügel vorn und aussen umfasst. Dieser Hügel ist der Streifenhügel (corpus striatum, *st* Fig. 33 und 34). Sein vor dem Sehhügel gelegenes kolbenförmiges Ende heisst der Kopf, der schmälere den äusseren Umfang des Sehhügels umgebende Theil der Schweif. Die Oberfläche dieses mit dem Sehhügel den ganzen Boden der Seitenkammer ausfüllenden Körpers wird in ziemlich dicker Lage von grauer Substanz bedeckt, während der Sehhügel auf seiner ganzen in die Seitenkammern hineinragenden Oberfläche von einer weissen Markschichte überzogen ist. An der Grenze zwischen Seh- und Streifenhügel liegt ein schmales Markband, der Grenzstreif (stria cornea, *sc* Fig. 34). Die Ganglienkerne des Streifenhügels bilden bei den Säugethieren drei Anhäufungen von charakteristischer Form. Die eine hängt mit der grauen Bedeckung dieses Hügels

unmittelbar zusammen und wird, weil sie der um die Peripherie des Sehhügels bogenförmig geschweiften Form desselben entspricht, als der geschweifte Kern (nucleus caudatus) bezeichnet (*st* Fig. 35); er bildet mit den unter ihm beginnenden Markmassen den Streifenhügel im engeren Sinne. Ein zweiter sehr ansehnlicher Kern, der Linsenkern (nucleus lentiformis), liegt nach aussen vom vorigen (*lk*); sein verticaler Durchschnitt bildet ein Dreieck, dessen Spitze gegen den innern Rand des Streifenhügels gekehrt ist, während seine Basis weit nach aussen in das

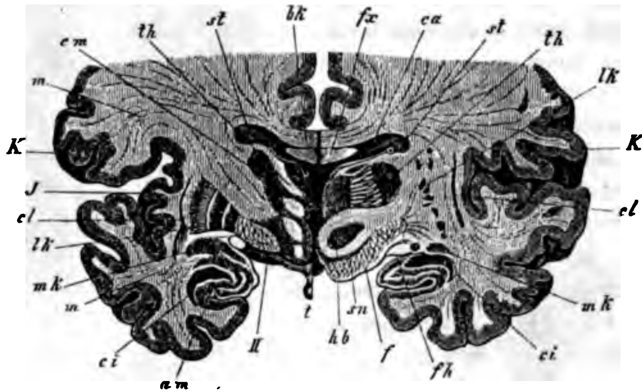


Fig. 35. Querschnitt durch das Grosshirn des Menschen, Ansicht von hinten, zum Theil nach Reichert. Der obere Theil der Hemisphärendecke ist weggelassen. Auf der linken Seite ist der Schnitt in der Richtung α, auf der rechten in der Richtung β Fig. 32 geführt. Der Schnitt links geht also durch die mittlere Commissur und den Hirnanhang, der Schnitt rechts etwas weiter rückwärts durch den hinteren Theil des Sehhügels und das Corpus candicans. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* Vorderes Horn des Seitenventrikels. *st* Kern des Streifenhügels (geschweifter Kern). *th* Sehhügelkerne. (Man unterscheidet einen äusseren, einen inneren, den 3. Ventrikel begrenzenden, und einen oberen Kern.) *cm* Mittlere Commissur. *K* Klappdeckel. *J* Insellappen. *m* Ausstrahlungen des Stabkranzes. *lk* Linsenkern. (Auf der linken Seite sind die drei Glieder des Linsenkerns sichtbar.) *cl* Vormauer. Zwischen *cl* und dem Linsenkern liegt die äussere Kapsel des letzteren. *mk* Mandelkern. *ci* Unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Durchschnitt des Ammonshorns. *II* Sehnerv. *t* Trichter und Hirnanhang. *f* Fuss des Hirnschenkels. *sn* Schwarze Substanz. *hb* Haube mit dem rothen Kern. *fh* Schlitz im Unterhorn des Seitenventrikels, durch welchen ein Gefässfortsatz in dasselbe eintritt (fissura hippocampi).

Hemisphärenmark hineinreicht; die graue Substanz des Linsenkerns ist durch zwischentretendes Mark in drei Glieder, zwei äussere von bandförmiger, ein inneres von dreieckiger Form geschieden. Der dritte Streifenhügelkern findet sich nach aussen vom Linsenkern als ein schmaler ebenfalls bandförmiger Streifen, welcher das dritte Glied des Linsenkerns umfasst, er ist der bandförmige Kern (nucleus taeniaeformis) oder wegen seiner nahen Lage an der Hirnoberfläche die Vormauer (claustrum) genannt (*cl*); nach abwärts von der Vormauer, nahe der Rinde der Hirn-

basis, liegt endlich noch ein weiterer kleiner Kern, die **Mandel** (amygdala, *mk*)[1]. In diese Ganglienkerne der Hemisphären treten die meisten der von unten herankommenden Hirnschenkelfasern ein, nur wenige scheinen unter dem Streifenhügel weiter zu ziehen, ohne dessen graue Massen zu berühren. Aus den genannten Ganglienkernen kommen dann neue Markbündel hervor, welche nun nach den verschiedensten Richtungen im ganzen Umfang des Streifenhügels gegen die Hirnrinde hin ausstrahlen. Diese letzte Abtheilung des grossen longitudinalen Faserverlaufs, welcher mit den Rückenmarkssträngen beginnt, dann in die Stränge des verlängerten Marks übergeht und hierauf zu den Bündeln der Hirnschenkel sich ordnet, ist der **Stabkranz** (corona radiata, *m*). Seine Anordnung wird wesentlich bedingt durch die oben geschilderten Verhältnisse, welche der Bildung der Seitenventrikel zu Grunde liegen. Indem die in die letzteren hereingetretenen Gefässfortsätze den Boden bedecken, müssen die als Fortsetzungen des Hirnschenkels weiterstrahlenden Markfasern des Stabkranzes die Gefässfortsätze an ihrer Peripherie bogenförmig umfassen, um zur Rinde zu gelangen.

Dem Vorderhirn gehören als eine letzte Abtheilung die beiden **Riechkolben** oder **Riechwindungen** an. Bei den meisten Fischen zu so ansehnlicher Grösse entwickelt, dass sie manchmal den Umfang des ganzen übrigen Vorderhirns übertreffen oder ihm nahekommen, treten sie in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere, namentlich bei den Vögeln, mehr zurück, um bei den niederen Säugethieren wieder in relativ bedeutender Grösse zu erscheinen. (Vgl. Fig. 17, 18, 28 und 33.) Sie bilden hier besondere Windungen, welche, von der Hirnbasis ausgehend, den Stirntheil des Vorderhirns mehr oder weniger nach vorn überragen. Das Innere der Riechwindungen enthält eine Höhle, die mit den seitlichen Hirnkammern communicirt. Bei einigen Säugethierordnungen, nämlich bei den Cetaceen und in geringerem Grade bei den Affen und dem Menschen, verkümmern diese Gehirntheile, sie treten nun weit zurück unter das Stirnhirn, als kolbenförmige Gebilde, die an einem schmalen Stiel, dem **Riechstreifen**, am mittleren Theil der Gehirnbasis aufsitzen (Fig. 31). Die hier den Riechstreifen zum Ursprung dienende Fläche wird das **Riechfeld** oder wegen ihrer von dem Eindringen kleiner Gefässe herrührenden siebähnlichen Beschaffenheit die **vordere durchbrochene Platte** (lamina perforata anterior) genannt (*sp* Fig. 26 und 31).

---

1 Von vielen Anatomen wird nur der geschweifte Kern als Streifenhügel bezeichnet, der Linsenkern also nicht zu demselben gerechnet. Vormauer und Mandel sind nach der Form ihrer Zellen wahrscheinlich nicht als eigentliche Ganglienkerne sondern als Theile der Hirnrinde zu betrachten, von dieser durch eine zwischengeschobene Markschichte getrennt.

Mit der vollkommeneren Entwicklung des Vorderhirns erfahren die von demselben umschlossenen Höhlen, die beiden Seitenventrikel, theils in Folge des Wachsthums der sie bedeckenden Hemisphärenmasse theils durch das Auftreten besonderer Gebilde, die in die Höhle hineinragen, wesentliche Umgestaltungen. Da sich das Hemisphärenbläschen bei der Ueberwölbung des Zwischen- und Mittelhirns mit seiner hinter der Sylvischen Grube gelegenen Abtheilung zugleich nach abwärts krümmt (Fig. 22), so besitzt der Seitenventrikel bei den Säugethieren zwei Ausbuchtungen, Hörner genannt (cornua ventriculi lateralis), eine vordere mit gewölbter Aussenwand, und eine untere, deren Ende sich zu einer Spitze verjüngt. Bei der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphärenblase hat, wie schon S. 49 bemerkt wurde, auch die ursprüngliche

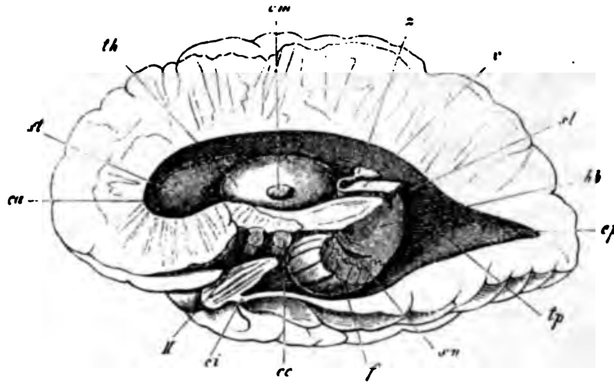


Fig. 36. Rechter Seitenventrikel des menschlichen Gehirns, von der Medianseite aus gesehen. *ca* Vorderhorn. *cp* Hinterhorn. *ci* Unterhorn. *tp* Balkentapete. Die weitere Erklärung s. Fig. 30, S. 59.

Communicationsöffnung dieser mit dem dritten Ventrikel, die Monro'sche Spalte, die ganze Wachsthumsbewegung der Hemisphäre mitgemacht: indem sie sich ebenfalls um den Hirnstamm zuerst nach hinten und dann nach unten biegt, fällt ihr ursprünglich oberes Ende mit der Spitze des unteren Horns zusammen. Der so auf die Vorderwand des unteren Horns fallende Theil der Spalte bildet einen Schlitz, der durch einen in das untere Horn eintretenden Gefässfortsatz der weichen Hirnhaut geschlossen ist (*fh* Fig. 35)[1]. So bleibt demnach die ursprüngliche Monro'sche Spalte an ihrem Anfang und Ende offen, die Mitte aber wird durch Markfasern geschlossen, welche den sogleich näher zu betrachtenden Theilen des Gewölbes und des Balkens angehören.

1) Dieser Schlitz ist die später noch zu erwähnende fissura hippocampi.

Diese Gestaltung der Seitenventrikel erfährt in dem Gehirn der Primaten (der Affen und des Menschen) noch eine weitere Veränderung, die mit der stärkeren Entwicklung des Occipitaltheils der Hemisphären zusammenhängt. Indem nämlich die Aussenwand des Seitenventrikels stark nach hinten wächst, ehe sie sich nach unten wendet, verlängert sich der Ventrikel selbst in der nämlichen Richtung: es bildet sich so ausser dem oberen und unteren auch ein hinteres Horn (*cp* Fig. 36). Wie schon die äussere Form des Occipitalhirns erkennen lässt, steht das nach hinten gerichtete Wachsthum mit einem plötzlichen Knick stille, um nach vorn und unten sich fortzusetzen. Dies findet auch in der Form des Hinterhorns seinen Ausdruck, indem dasselbe noch mehr als das Unterhorn zu einer feinen Spitze ausgezogen ist. Bei den Affen ist das Hinterhorn kleiner als beim Menschen; bei andern Säugethieren mit stark entwickelten Hemisphären, wie z. B. bei den Cetaceen, finden sich nur Spuren oder Anfänge eines solchen.

8. Gewölbe und Commissurensystem.

An der vordern Begrenzung der ursprünglichen Monro'schen Spalte sind die beiden Hemisphären längs einer Linie verwachsen, die man als Grenzlamelle (lamina terminalis) bezeichnet (*bd* Fig. 23, S. 49). Indem sich nun der Hemisphärenbogen um die Axe des Zwischenhirns nach hinten wendet, wird die Grenzlamelle in entsprechender Weise gebogen. Der unterste und vorderste Abschnitt derselben wird zu einem transversalen Faserband, welches als vordere Commissur die beiden Hemisphären verbindet (*k* ebend.); im weiteren Verlauf trennen sich dagegen ihre beiden Markhälften und werden zu longitudinalen, von vorn nach hinten gerichteten Faserbändern zu beiden Seiten der Mittelspalte. Ein Anfang dieser Longitudinalfasern findet sich schon bei den Vögeln, stärker entwickelt sind dieselben erst im Säugethierhirn, sie bilden hier das Gewölbe (fornix). Vorn dicht an einander liegend divergiren die beiden Schenkel des Gewölbes bei ihrem der Wölbung des Hemisphärenbogens folgenden Verlauf nach hinten. Die Markfasern ihres vordern Endes reichen bis an die Hirnbasis herab, wo sie mit dem Mark zweier unmittelbar hinter der Sehnervenkreuzung sichtbarer kugelförmiger Gebilde, der weissen Markhügelchen (corpora candicantia) zusammenhängen (Fig. 32). Die Fasern ihres hinteren Endes zerstreuen sich beim Menschen und Affen in zwei Bündel, von denen das eine, schwächere an die Innenwand des hinteren Horns, das andere stärkere an die Innenwand des unteren Horns vom Seitenventrikel zu liegen kommt. Den so im Hinterhorn entstehenden Vorsprung bezeichnet man als die Vogelklaue (pes hippocampi minor), den

im Unterhorn entstehenden als das Ammonshorn (pes hippocampi major. Fig. 38)[1]. Doch tragen zur Bildung dieser Erhabenheiten noch andere Theile bei, die wir sogleich werden kennen lernen. Bei den übrigen Säugethieren, bei welchen es nicht zur Entwicklung eines Hinterhorns kommt, und welchen daher natürlich auch eine Vogelklaue fehlt, geht die ganze Fasermasse des Gewölbes in das Ammonshorn über[2].

Mit der Bildung des Gewölbes scheint die Entstehung eines andern Fasersystems von dazu senkrechter, transversaler Richtung, welches in noch höherem Grade ausschliessliches Merkmal des Säugethierhirns ist, in

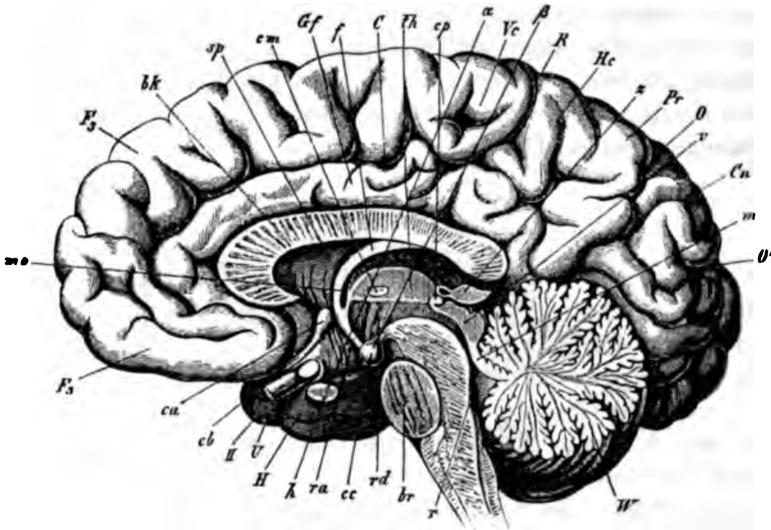


Fig. 37. Medianschnitt des menschlichen Gehirns. *bk* Balken. *ca* Vordere Commissur. *cb* Weisse Bodencommissur. *sp* Durchsichtige Scheidewand. *mo* Monro'scher Spalt. *cc* Weisses Hügelchen. *rd* Absteigende, *ra* aufsteigende Wurzel des Gewölbes. *f* Gewölbe. Die weitere Erklärung s. Fig. 32, S. 63.

naher Verbindung zu stehen. Bei den Monotremen und Beutelthieren nämlich kommen aus dem Ammonshorn Fasern hervor, welche die in dasselbe eintretenden Fasern des Gewölbes bedecken und über dem

---

1) Vgl. auch Fig. 33, S. 64.

2) Ueber die Frage, ob die Affen gleich dem Menschen ein hinteres Horn des Seitenventrikels und einen pes hippocampi minor besitzen, ist ein ziemlich unfruchtbarer Streit zwischen Owen, der diese Theile im Affengehirn leugnete, und Huxley geführt worden. Vgl. Huxley, Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur, deutsch von Carus. Braunschweig 1863, S. 128. Schon die älteren Autoren über das Affengehirn, wie Tiedemann (icones cerebri, p. 54), bilden das hintere Horn ab. Owen selbst beschreibt in seinem späteren Werk den Anfang eines solchen beim Delphin (Anatomy of vertebrates, vol. III, p. 120). Die Vogelklaue ist, wie Huxley gezeigt hat, bei den anthropoiden Affen ähnlich wie auch das Hinterhorn nur schwächer entwickelt als beim Menschen.

Zwischenhirn zur entgegengesetzten Hirnhälfte treten, um sich hier ebenfalls in das Ammonshorn einzusenken. Die so entstandene Quercommissur der beiden Ammonshörner ist die erste Anlage des **Balkens** (corpus callosum). Bei den implacentalen Säugethieren, bei denen in dieser Weise der Balken auf eine blosse Quercommissur zwischen den beiden Ammonshörnern beschränkt bleibt, ist die vordere Commissur, ebenso wie bei den Vögeln, sehr stark, zwischen ihr und dem Balken bleibt aber ein freier Raum. Bei den placentalen Säugethieren treten zu dieser Commissur der Ammonshörner weitere transversale Faserzüge hinzu, welche in das übrige Hemisphärenmark ausstrahlen. Sie entwickeln sich zuerst am vordern Ende des künftigen Balkens, so dass die Ausbildung des letzteren von vorn nach hinten fortschreitet[1]. Zugleich nimmt die vordere Commissur an Stärke ab und tritt mit dem vordern Ende des Balkens, dem so genannten **Schnabel** (rostrum) desselben, durch eine dünne, ebenfalls transversale Marklamelle in Verbindung (Fig. 37 *ca*). Durch diese Verbindung der vordern Commissur mit dem Balkenschnabel wird die Longitudinalspalte des grossen Gehirns nach vorn geschlossen. Zwischen dem breiten hinteren Ende des Balkens, dem **Wulst** splenium desselben, und der obern Fläche des Kleinhirns aber bleibt ein enger Zugang, durch welchen der dritte Ventrikel nach aussen mündet (dieser Zugang ist in Fig. 37 zwischen der Zirbeldrüse und dem Balkenwulst als dunkel gehaltene Partie sichtbar). Derselbe geht zu beiden Seiten in enge Spalten über, die in die Seitenventrikel führen: es ist dies der Rest jenes vorderen Deckenrisses, durch den die Gefässhautfortsätze in die drei vorderen Hirnkammern eintreten (S. 41).

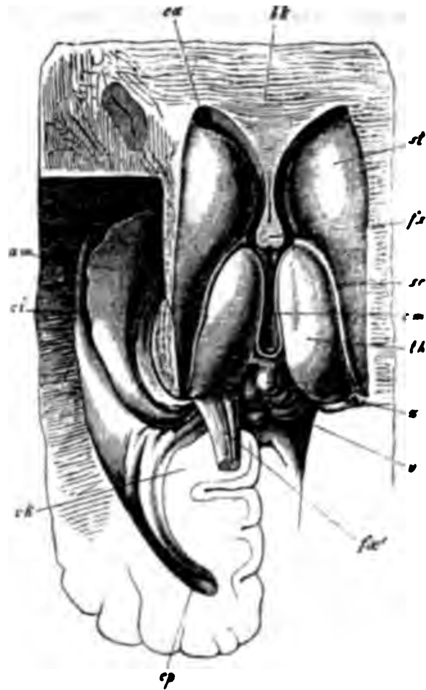


Fig. 38. Seitenventrikel und Hirnganglien des Menschen. *fx* Vorderer durchschnittener Theil des Gewölbes, *fx'* hinterer umgeschlagener Theil desselben. *cp* Hinteres Horn des Seitenventrikels. *ck* Vogelklaue. *ci* Unteres Horn. *am* Ammonshorn. Die weitere Erklärung s. Fig. 34, S. 65.

---

1 Reichert, Bau des menschl. Gehirns, II. S. 63. Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns, S. 124 f.

Bei den meisten Säugethieren bildet die Ammonscommissur noch fortan einen verhältnissmässig grossen Theil des ganzen Balkens (*bk* Fig. 39 *A*). Da ferner bei ihnen das Occipitalhirn wenig entwickelt ist, so dass das hintere Horn des Seitenventrikels fehlt, und gleichzeitig die vorderen Hirnganglien, die Seh- und Streifenhügel, an Masse weit unbedeutender sind, so ist das Ammonshorn bis an den Ursprung des Gewölbes herangerückt. Das letztere fällt aber jederseits sogleich in zwei Abtheilungen aus einander, von denen die eine vorn, die andere hinten das Ammonshorn umfasst (*f* und *f'* Fig. 39 *B*)[1].

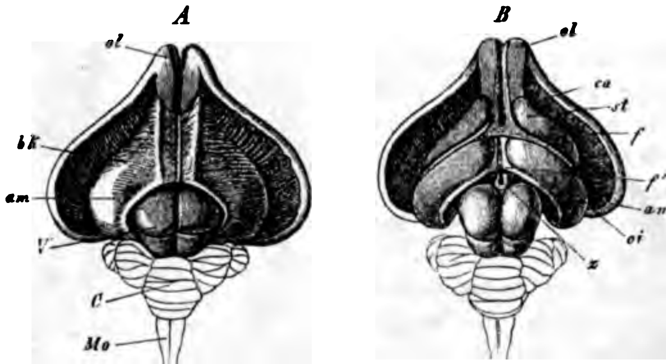


Fig. 39. Anatomie des Kaninchengehirns. In *A* ist die Hemisphärendecke zurückgeschlagen, so dass der Balken vollständig sichtbar wird. In *B* sind durch Entfernung des Balkens die seitlichen Hirnkammern geöffnet. *Mo* Verl. Mark. *C* Kleinhirn. *V* Vierhügel. *z* Zirbel. (In *B* ist zur Seite von *z* der Anfang der von den Ammonshörnern bedeckten Sehhügel sichtbar.) *am* Ammonshorn. *bk* Balken. (Nach vorn von der Linie *bk* liegt der in das Hemisphärenmark übergehende Theil des Balkens, dessen Faserkreuzung mit den Stabkranzbündeln sichtbar ist; hinter *bk* beginnt die Ammonscommissur.) *ol* Riechkolben *ca* Vorderhorn des Seitenventrikels. *st* Streifenhügel. *f* Vorderer, *f'* hinterer Theil des Gewölbes. *ci* Unterhorn des Seitenventrikels.

Zwischen dem Balken und den unter ihm hinziehenden Schenkeln des Gewölbes breiten zwei dünne, senkrechte Marklamellen sich aus, welche einen engen spaltförmigen Raum zwischen sich lassen: die durchsichtigen Scheidewände (septa lucida, *sp* Fig. 37). Diese bewirken samt dem Gewölbe den Verschluss der seitlichen Hirnkammern nach innen, nur der Anfang der Monro'schen Spalte bleibt hinter dem vordern Anfang der Gewölbsschenkel als die sogenannte Monro'sche Oeffnung bestehen (*mo* Fig. 37). Zwischen den beiden Seitenhälften der durchsichtigen Scheidewand bleibt ferner ein spaltförmiger, nach unten mit dem dritten Ventrikel communicirender Hohlraum, der ventriculus septi lucidi. Die

---

1) In der menschlichen Anatomie wird derjenige Theil des Balkens, welcher die beiden Ammonshörner verbindet, als Psalterium bezeichnet.

Ausstrahlungen des Balkens bilden die Decke und einen Theil der äusseren Wand der seitlichen Hirnkammern; sie umgeben die Aussenfläche des Linsenkerns, als äussere Kapsel desselben, und sie kreuzen sich in ihrem Verlauf nach der Hirnrinde, in der sie endigen, überall mit den Fasern des Stabkranzes, ausgenommen in ihrer hintern Abtheilung, welche den Ammonshörnern und ihrer Umgebung zugehört, Theilen, in die keine Stabkranzfasern eindringen, und in denen daher auch keine Kreuzung mit denselben stattfinden kann. Diese hintere Abtheilung des Balkens bleibt bei den niederen Säugethieren eine reine Commissur der Ammonshörner (Fig. 39 A), bei den Primaten aber scheidet sie sich wieder in zwei Theile, in einen inneren, der in das Ammonshorn und die Vogelklaue (*am* und *vk* Fig. 38) übergeht, und in einen äusseren, der sich vor den zur Rinde des Occipitalhirns tretenden Stabkranzfasern nach unten umschlägt (*m'* Fig. 40), um die Aussenwand des hintern Horns vom Seitenventrikel zu bilden: man bezeichnet ihn hier als Balkentapete (*tp* Fig. 36).

Die nämliche Richtung, welche das Gewölbe, der aus der vordern Grenzlamelle des Monro'schen Spaltes hervorgegangene Faserzug, einschlägt, theilt sich bei der Umwachsung des Stammhirns durch den Hemisphärenbogen auch dem unmittelbar vor jener Grenzlamelle gelegenen Theil der Hemisphärenwand mit. Aber während das Gewölbe wegen der anfänglichen Verwachsung nicht von grauer Rinde überzogen ist, bleibt jener ursprünglich nicht verwachsene Theil vor ihr, der nachher in Folge der Hemisphärenwölbung über das Gewölbe zu liegen kommt, an seiner medianen Seite von Rinde bedeckt. Nachdem der Durchbruch des Balkens erfolgt ist, wird er durch diesen vom Gewölbe getrennt und bildet nun eine den Balken bedeckende longitudinale Hirnwindung, die man als die Bogenwindung oder Zwinge bezeichnet (gyrus fornicatus, cingulum *Gf* Fig. 37). Bei solchen Säugethieren, bei denen der Stirntheil des Vorderhirns relativ wenig entwickelt und die Bogenwindung stark ist, kommt ihr Anfang vorn unmittelbar hinter der Basis der Riechstreifen zu Tage. Hinten kommt die Bogenwindung, nachdem sie sich um den Balken herum geschlagen, ebenfalls an der Hirnbasis zum Vorschein; sie geht hier in eine nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene und die Medianspalte begrenzende Windung über, welche als Ammonswindung (gyrus hippocampi) die Aussenwand des Ammonshorns bildet (*H* Fig. 37). An der Grenze des Balkens hört der Rindenbeleg auf, die untere dem Balken zugekehrte Fläche der Bogenwindung ist daher rein markig. Nur im hintern Abschnitt derselben hat sich ein schmaler von der übrigen Rinde isolirter Streifen grauer Substanz erhalten, welcher als graue Leiste (fasciola cinerea) bezeichnet wird und unmittelbar den Balken bedeckt (*fc* Fig. 41). Die weissen Longitudinalfasern der Bogen-

windung, welchen die graue Leiste aufsitzt, sind während des ganzen Verlaufs derselben von dem übrigen Mark getrennt, so dass sie bei der Ablösung vom Balken nebst der sie in ihrem hinteren Abschnitt überziehenden grauen Leiste als ein weisser Markstreifen, das **bedeckte Band** (taenia tecta) genannt, auf dem Balken sitzen bleiben (*sl* Fig. 40

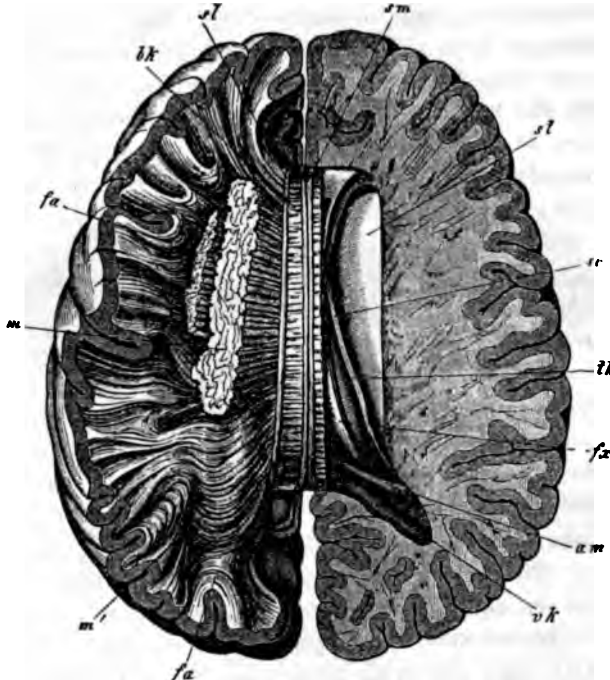


Fig. 40. Hirnbalken und seitliche Hirnkammer vom Menschen. Auf der linken Seite ist die Hemisphärendecke so weit entfernt, dass der mittlere Theil des Balkens frei liegt, dann sind die Faserungen desselben in das Hemisphärenmark dargestellt. Auf der rechten Seite ist ein Schnitt geführt, der den Seitenventrikel von oben öffnet. *bk* Balken. *sm* Mittlerer Längsstreif oder Balkennaht (stria media). *sl* Seitlicher Längsstreif oder bedecktes Band (taenia tecta), zur Bogenwindung gehörig. *m* Kreuzung der Balkenstrahlung mit der Faserung des Stabkranzes. *m'* Hinterer ungekreuzter Theil der Balkenstrahlung. (Bei *m'* schlägt sich derselbe nach unten. um die äussere Wand des Hinterhorns, die Balkentapete (*tp* Fig. 36), zu bilden.) *fa* Bogenfasern (fibrae arcuatae), welche die Rindentheile benachbarter Windungen mit einander verbinden. *st* Streifenhügel. *sc* Hornstreif. *th* Sehhügel (grossentheils verdeckt durch die folgenden Theile) *fx* Gewölbe. *am* Ammonshorn. *vk* Vogelklaue.

und 41). Die Trennung des bedeckten Bandes und der grauen Leiste von der übrigen Mark- und Rindensubstanz der Bogenwindung erhält dadurch ihre Bedeutung, dass jene Gebilde auch beim Uebergang der Bogen- in die Ammonswindung getrennt bleiben [1]). Mark und Rinde der Bogen-

1) Nicht zur Bogenwindung sondern zum Balken selbst wird der die sogenannte Balkennaht bildende mittlere Längsstreif (*sm* Fig. 40) gerechnet.

windung gehen nämlich unmittelbar in Mark und Rinde des gyrus hippocampi über, so dass beide eigentlich eine einzige Windung bilden, deren beide Theile sich nur dadurch unterscheiden, dass der gyrus fornicatus an seiner untern dem Balken zugekehrten Fläche nicht von Rinde belegt ist, während sich beim Uebergang in den gyrus hippocampi die Rinde wieder über die ganze Oberfläche ausbreitet. An der Stelle nun wo die Bogenwindung den Balkenwulst verlassend zum gyrus hippocampi wird, und wo demnach die bisher nur die innere Oberfläche überziehende Rinde auf die untere sich ausdehnt, trennt sich das bedeckte Band von dem übrigen Mark der Windung, indem es auf die Oberfläche der Rinde des gyrus hippocampi zu liegen kommt. Hierdurch muss sich aber auch die graue Leiste, welche das bedeckte Band unten überzieht, von der übrigen Rinde trennen, indem das bedeckte Band zwischen beiden sich ausbreitet. An dieser Stelle ist also die Hirnrinde von einer weissen Markschicht und die letztere abermals von grauer Rinde bedeckt, wobei aber diese oberflächlichsten aus dem bedeckten Band und der grauen Leiste stammenden Schichten örtlich beschränkt bleiben, indem sie nur den gyrus hippocampi und diesen nicht einmal vollständig überziehen. Beide verhalten sich übrigens in ihrer Ausbreitung verschieden. Das Mark des bedeckten Bandes verbreitet sich über die ganze Rinde des gyrus hippocampi als eine äusserst dünne netzförmig durchbrochene Schichte, sie bildet so als stratum reticulare des gyrus hippocampi die einzige weisse Markausbreitung auf der Rindenoberfläche der Hemisphären (*sr* Fig. 41, s. a. *H* Fig. 34). Die graue Leiste aber behält ihr bandförmiges Ansehen, sie überzieht nicht die ganze Markstrahlung des bedeckten Bandes, sondern nur jene Stelle derselben, welche in die den gyrus hippocampi nach innen begrenzende Furche zu liegen kommt; wegen der äusseren Form, die sie an dieser Stelle ihres Verlaufes erhält, wird sie hier als **gezahnte Binde** (fascia dentata) bezeichnet (*fd* Fig. 41). Jene Furche, welche den gyrus hippocampi nach innen begrenzt, springt nun aber in das untere Horn des Seitenventrikels in der Gestalt des **Ammonshorns**

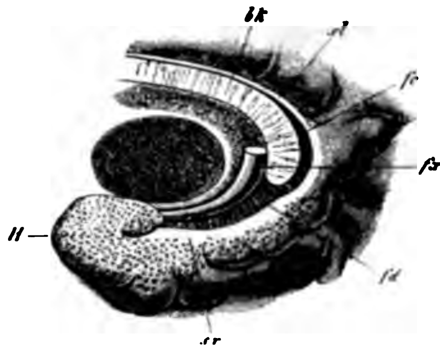


Fig. 41. Die Ammonswindung mit den angrenzenden Theilen des Balkens und Gewolbes, vom Menschen. *bk* Balken. *sl* Bedecktes Band. *fc* Graue Leiste (fasciola cinerea). *fd* Gezahnte Binde (fascia dentata), Fortsetzung der grauen Leiste. *fx* Unteres Ende des Gewölbes. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *sr* Netzförmige Substanz (substantia reticularis alba).

vor. So wird die Bildung des letzteren, zu der, wie wir oben gesehen haben, Fasern des Gewölbes und des Balkens beitragen, durch den Antheil, welchen die verschiedenen Theile der Bogenwindung an ihr nehmen, vollendet. Der markige Beleg, der die Kammeroberfläche des Ammonshorns überzieht, wird durch die Fasern des Gewölbes und des Balkens gebildet (Fig. 42). Darauf folgt als erste graue Schichte die Rinde des gyrus hippocampi (*r*), nach aussen von ihr kommt als zweite Markschichte die Fortsetzung des bedeckten Bandes oder die auf der Rinde des gyrus hippocampi ausgebreitete substantia reticularis (*H*), und auf sie endlich folgt als zweite graue Schichte die gezahnte Binde, die Fortsetzung der grauen Leiste (*fd*). Letztere erstreckt sich wie gesagt nur in die dem Ammonshorn entsprechende Furche hinein; in dieser findet zugleich die Lage der reticulären Substanz ihre innere Grenze, an der Stelle wo dies der Fall ist hängt die graue Schichte der gezahnten Binde mit der Rinde des gyrus hippocampi zusammen, so dass hier die beiden grauen Lagen, welche das Ammonshorn ausfüllen, in einander übergehen. Gerade da wo dieser Uebergang stattfindet endet der innere markige Ueberzug des Ammonshorns mit einem freien umgeschlagenen Saume, der **Fimbria** (*fi*) [1].

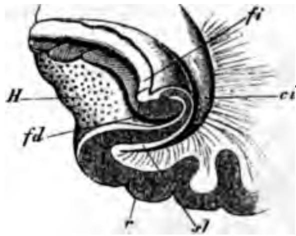


Fig. 42. Die Ammonswindung mit dem Ammonshorn auf einem Querschnitt, vom Menschen. *ci* Unteres Horn des Seitenventrikels. *r* Graue Rinde der Hakenwindung. *H* Hakenwindung mit der weissen netzförmigen Substanz. *fd* Aeussere graue Schicht des Ammonshorns (fascia dentata). *sl* Innerer weisser Ueberzug des Ammonshorns, Fortsetzung der stria longitudinalis. *fi* Umgeschlagener Saum dieser Schichte (fimbria).

9. Entwicklung der äussern Gehirnform.

Während das Gehirn im Laufe seiner Entwicklung allmälig in die Theile sich gliedert, die wir nun kennen gelernt haben, erfährt seine äussere Form Umwandlungen, die zu immer complicirteren Bildungen führen, und deren schliessliches Resultat theils von der Stufe der Entwicklung, die das

1) Vergleicht man hiernach das Ammonshorn mit der zweiten Hervorragung des Seitenventrikels, auf welcher die Fasern des Gewölbes sich ausbreiten, mit der Vogelklaue im hintern Horn (S. 69), so stimmen beide Bildungen darin überein, dass sie von Faltungen der Hirnoberfläche herrühren, welche aussen als Furchen, innen als Erhöhungen erscheinen, und dass der Marküberzug dieser Erhöhungen von Fasern des Gewölbes und Balkens gebildet wird. Aber während die Vogelklaue hierauf beschränkt bleibt und daher nur aus zwei Schichten, einer innern weissen und äussern grauen, besteht, wird beim Ammonshorn die durch die Faltung der Hirnoberfläche gebildete Vertiefung von der Fortsetzung des bedeckten Bandes und der gezähnten Binde ausgefüllt, so dass hier vier Schichten, zwei weisse und zwei graue, zustande kommen.

betreffende Gehirn überhaupt erreicht, theils von dem relativen Wachsthum der einzelnen Theile, die dasselbe zusammensetzen, abhängt. Bei den niedersten Wirbelthieren entfernt es sich wenig von jener einfachsten embryonalen Form, die mit der Scheidung des primitiven Hirnbläschens in seine fünf Abtheilungen gegeben ist. Fast alle Formverschiedenheiten beruhen hier auf der relativen Grösse dieser Abtheilungen; ausserdem ist nur noch die Entwicklung der aus dem Vorderhirn hervorgewachsenen Riechkolben von formbestimmendem Einflusse. Eine grössere Mannigfaltigkeit der Gestaltung ergibt sich bereits, sobald die Mantelgebilde den Hirnstamm zu umwachsen beginnen. Die Bedeckung der lobi optici und des Kleinhirns durch die Grosshirnhemisphären, des verlängerten Marks durch das Kleinhirn, der Grad der Kopfkrümmung bringen nun eine neue Reihe von Formeigenthümlichkeiten hervor, denen sich als weitere die

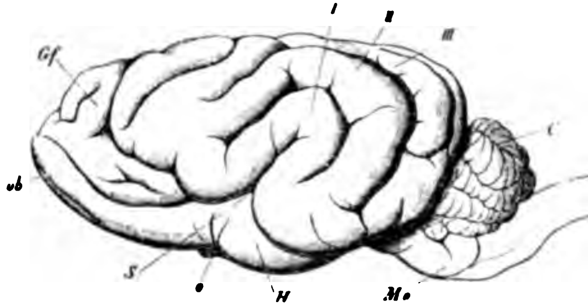


Fig. 42. Hundegehirn in der Seitenansicht. *Mo* Verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. *ob* Riechlappen. *Gf* Bogenwindung, hinter dem Riechlappen an die Oberfläche tretend. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *o* Nerv. opticus. *I, II, III* Erste, zweite und dritte typische Windung des Carnivorengehirns.

äussere Gestalt der Hemisphären, die Entwicklung oder der Mangel der Seitentheile des Kleinhirns, das hiermit zusammenhängende Hervortreten gewisser Kerngebilde wie der Oliven an der medulla oblongata, sowie die Entwicklung einer Varolsbrücke hinzugesellen. An allen Säugethierhirnen ist die Stelle, wo die Grosshirnhemisphäre ursprünglich dem Hirnstamm aufsitzt, durch die Sylvische Grube bezeichnet (S. 48 Fig. 22). Indem sich die Ränder dieser Grube entgegenwachsen, geht dieselbe bei allen höheren Säugethieren in eine tiefe Spalte, die Sylvische Spalte (fissura Sylvii), über. Dieselbe geht im allgemeinen schräg von hinten und oben nach vorn und unten; ihre Richtung weicht um so mehr von der verticalen ab, je stärker sich das Occipitalhirn entwickelt und die nach hinten gelegenen Theile überwächst (Fig. 43). Eine eigenthümliche Gestaltung erfährt diese Spalte endlich bei der höchsten Säugethierordnung, bei den Primaten. Bei ihnen nimmt nämlich schon im Anfang des Embryonal-

lebens die in Folge der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphären gebildete Grube durch die gleichzeitige Entwicklung des Frontal- und Occipitalhirns ungefähr die Form eines Dreiecks an, dessen Basis nach oben gekehrt ist. Die Grube schliesst sich dann, indem ihre Ränder von vorn, oben und hinten sie überwachsen, zu einer gabelförmigen Spalte (*S* Fig. 44), an welcher man einen vorderen und einen hintern Schenkel (s_1 und s_2) unterscheidet. (Vergl. a. Fig. 47.) Der zwischen den beiden Gabeln der Spalte gelegene, die ursprüngliche Grube von oben her deckende Hemisphärentheil (*K*) heisst der Klappdeckel (operculum). Schlägt man den Klappdeckel zurück, so sieht man, dass der unter ihm gelegene Boden der Sylvischen Grube emporgewölbt und, gleich der übrigen Oberfläche der Hemisphäre, durch Furchen in eine Anzahl von Windungen getheilt ist. Den so wegen seiner eigenthümlichen Lage versteckten und isolirten Gehirnabschnitt nennt man den versteckten Lappen oder die Insel (lobus opertus, insula Reilii, Fig. 35 *J*, S. 66). Die beiden Schenkel der Sylvischen Spalte benützt man in der Regel, um die Hemisphären des Primatengehirns in einzelne Regionen zu trennen. Den nach vorn vom vordern Schenkel gelegenen Theil nennt man nämlich den Stirnlappen (*F* Fig. 44), den von beiden Schenkeln eingefassten Raum den Scheitellappen (*P*), die hinter der Sylvischen Spalte gelegene Region den Hinterhauptslappen (*O*) den unter ihr gelegenen Hirntheil den Schläfelappen (*T*). An der Convexität des Gehirns gehen diese Lappen ohne scharfe Grenzen in einander über.

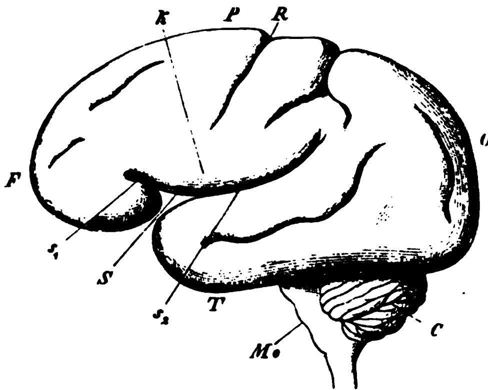


Fig. 44. Gehirn eines 7-monatlichen menschlichen Fötus in der Seitenansicht. *Mo* Verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. *K* Klappdeckel. *R* Rolando-scher Spalt. *F* Stirnlappen. *P* Scheitellappen. *O* Hinterhauptslappen. *T* Schläfelappen.

Wie die Sylvische Spalte die ganze Aussenfläche der Hemisphäre in mehrere Abschnitte trennt, so sind noch einige Theile des Grosshirns durch Furchen oder Spalten gegen ihre Umgebung abgegrenzt. So gibt sich der über dem Balken von vorn nach hinten ziehende und dann um den Balkenwulst sich auf die Unterfläche des Gehirns begebende longitudinale Faserzug, die Bogenwindung, in der Regel durch Furchen zu erkennen, welche denselben von den umgebenden Theilen trennen (Fig. 37 *Gf*).

Namentlich ist bei allen Säugethieren an der medianen Oberfläche der Hemisphäre der Rand sichtbar, mit welchem sich die Bedeckung des inneren Theils der Bogenwindung in das untere Horn des Seitenventrikels umschlägt (fissura hippocampi Fig. 35 *fh*); bei den meisten ist ausserdem die Bogenwindung während ihres Verlaufs über dem Balken nach oben hin durch eine longitudinale Furche (sulcus calloso-marginalis *C* Fig. 37) begrenzt. Ebenso ist an der Basis des Vorderhirns der Riechkolben oder die Riechwindung fast immer nach innen und nach aussen durch Furchen geschieden (sulcus ento- und ectorhinalis), die übrigens am menschlichen Gehirn in eine einzige zusammenfliessen (*sr* Fig. 34). Alle diese Spalten und Furchen sind somit theils durch das Wachsen der Hemisphäre um ihre Anheftungsstelle am Zwischenhirn (fissura Sylvi), theils durch den Verschluss der äusseren Spalte des unteren Horns (fissura hippocampi) theils durch den Verlauf bestimmter an der medianen und unteren Fläche der Hemisphäre hervortretender Markbündel (fissura calloso-marginalis, ento- und ectorhinalis) verursacht. Da nun die zu Grunde liegenden Structurverhältnisse allen Säugethieren eigenthümlich sind, so sind auch jene Vertiefungen, sobald sie überhaupt sichtbar werden, durchaus constant in ihrem Auftreten. Minder gleichförmig verhalten sich andere Furchen, welche dem Hirnmantel der höhern Säugethiere ein vielfach gefaltetes Ansehen geben. Die Oberfläche des Klein- und Grosshirns wird durch diese Furchen in zahlreiche Windungen (gyri) eingetheilt, welche am Kleinhirn, an welchem sie schmale, auf dem Markkern senkrecht stehende Leisten von meist transversaler Richtung bilden, im allgemeinen regelmässiger geordnet sind, am Grosshirn aber, wo sie den Darmwindungen einigermassen ähnlich sehen, oft weniger deutlich ein bestimmtes Gesetz erkennen lassen. Die gemeinsame Ursache aller dieser Faltungen der Hirnoberfläche liegt augenscheinlich in dem verschiedenen Wachsthumsverhältniss der Hirnrinde und der in sie eintretenden Markstrahlung. Wächst die Rinde samt der unmittelbar von ihr bedeckten Markschichte verhältnissmässig schneller als der centralere Theil der Markstrahlung, so muss sich die Hirnoberfläche in Falten legen, indem sie in ähnlicher Weise sich aufrollt wie ein Band beim Zurückdrehen der Rolle, um die es geschlungen ist. Als Axe der Aufrollung wird man daher bei den Faltungen der Hirnoberfläche eine Linie bezeichnen können, welche in der Richtung der Falten durch den Markkern gelegt wird: um diese müsste man den Hirnmantel rollen, wenn seine unebene in eine glatte Oberfläche verwandelt werden sollte. Laufen die Falten in verschiedener Richtung, so werden dem entsprechend mehrere Axen anzunehmen sein, um welche der Hirnmantel successiv gerollt werden müsste, wenn man ihn glätten wollte.

Die Faltung der Oberfläche des Kleinhirns tritt in ihrer

einfachsten Form bei den Vögeln auf, deren Cerebellum der Seitentheile entbehrt und daher von oben gesehen als ein unpaares Gebilde von annähernd kugel- oder eiförmiger Gestalt erscheint. Die Oberfläche dieses Organs ist nun in transversale Falten gelegt, welche annähernd Kreisen oder Ellipsen entsprechen, die sämmtlich in einer durch den Mittelpunkt der Kugel oder des Ovoids gelegten transversalen Axe sich schneiden: die letztere ist daher in diesem Fall die gemeinsame Aufrollungsaxe für alle an der Oberfläche sichtbaren Falten (Fig. 28 S. 57). Durchschneidet man aber das Organ senkrecht zur Richtung dieser Axe, so zeigt sich, dass die Tiefe der die einzelnen Erhebungen trennenden Flächen wechselt, indem je eine Gruppe von zwei bis drei Leisten, welche von einander durch seichtere Furchen begrenzt sind, durch tiefere von ihrer Umgebung sich scheidet (Fig. 20 *B* S. 43). Bei den Säugethieren wird die Faltung complicirter, indem eine grössere Zahl leistenförmiger Erhebungen zu einer durch tiefere Furchen gesonderten Gruppe zusammentritt. Ausserdem sind häufig mehrere solche Gruppen durch trennende Spalten zu grösseren Lappen vereinigt. So kommt es, dass die meisten Windungen in die Tiefe der grösseren Falten zu liegen kommen und nur die Endlamellen auf der Oberfläche erscheinen; auf Durchschnitten entsteht hierdurch jenes Bild eines sich in Zweige und Blätter entfaltenden Baumes, welches die alten Anatomen mit dem Namen des Lebensbaumes belegten (Fig. 37 *W*). Zudem erheben sich nun neben dem mittleren Theil oder Wurm grössere symmetrische Seitenhälften. Wo diese, wie z. B. beim Menschen, eine verhältnissmässig regelmässige Anordnung der Windungen darbieten, da sind die letzteren ebenfalls vorwiegend transversal gerichtet. Doch verlassen sie diese Richtung gegen den vorderen und hinteren Rand, um allmälig in schräge und selbst longitudinale Bogen überzugehen, welche gegen diejenige Stelle convergiren, wo die Seitentheile an dem Wurm aufsitzen (Fig. 29 S. 58). Bei vielen Säugethieren kommen übrigens, namentlich an den Seitentheilen, grössere Abweichungen in dem Verlauf der Faltungen vor, welche sich einer bestimmten Regel nicht mehr fügen; solche sind besonders bei grossem Windungsreichthum des Organs zu beobachten. Auch am kleinen Gehirn des Menschen gibt es einzelne durch grössere Spalten isolirte Abtheilungen [1], an welchen der Verlauf der Windungen von der im Ganzen eingehaltenen Regel mehr oder weniger abweicht, wahrscheinlich in Folge besonderer Verhältnisse des Faserverlaufs, welche das allgemeine Wachs-

1) Hierher gehört namentlich die Flocke (*fl* Fig. 81), ein kleiner federähnlicher Auswuchs am hintern Rand des Brückenschenkels, und die Tonsille (*to* ebend.), ein die medulla oblongata deckender eiförmiger Wulst zwischen dem unteren Wurm und den Seitentheilen.

thumsgesetz modificiren. Hiervon abgesehen ist die Gestaltung der Oberfläche dadurch complicirt, dass wir, den Verzweigungen des so genannten Lebensbaumes entsprechend, Falten erster, zweiter und selbst dritter Ordnung unterscheiden können (Fig. 37).

Die Oberfläche des grossen Gehirns pflegt nur bei der höchsten Wirbelthierclasse sich durch Faltungen zu vergrössern, und noch bei den Säugethieren zeigen die niedersten Ordnungen höchstens die schon früher besprochenen Furchen und Windungen (Sylvische Spalte, sulcus hippocampi u. s. w), welche auf anderen Ursachen beruhen als die übrigen Faltenbildungen. Sobald aber die letzteren erscheinen halten sie bei allen Säugethieren bis hinauf zu den Primaten im wesentlichen die nämliche Regel ein. Alle Furchen und Windungen, welche sich gegen die hintere Grenze des Gehirns erstrecken, verlaufen nämlich von vorn nach hinten, also annähernd in longitudinaler Richtung; häufig sind sie zugleich in Bogen um die Sylvische Spalte gekrümmt. (Vergl. Fig. 43 S. 77 *I*, *II*, *III*.) Wie die Hemisphären von vorn nach hinten den Hirnstamm umwachsen, so sind demnach auch die Windungen auf einem Theil ihrer Oberfläche von vorn nach hinten gerichtet und zugleich um die Anheftungsstelle am Zwischenhirn im selben Sinne gebogen, in welchem die Umwachsung stattfindet. Die Stärke dieser Krümmung ist durch die Tiefe und Ausdehnung der Sylvischen Grube oder Spalte bedingt. Die Zahl der Längsfalten, welche so an der Oberfläche des grossen Gehirns bemerkt werden, variirt im allgemeinen in den verschiedenen Säugethierordnungen zwischen zwei und fünf. Manchmal münden einzelne an irgend einer Stelle ihres Verlaufs mit einer benachbarten Falte zusammen; sehr häufig treten schwächere secundäre Falten hinzu, welche die erste Richtung kreuzen. Auf diese Weise entstehen unregelmässigere Schlängelungen, welche jenes Gesetz des Verlaufs mehr oder weniger verdecken können. Wesentlich anders verhält sich die Faltenbildung am vordern Theil des grossen Gehirns. Etwas nach vorn von der Sylvischen Spalte nämlich geht der longitudinale Windungszug entweder allmälig oder plötzlich in einen annähernd transversalen über, wobei zugleich die auftretenden Querfurchen häufig radiär gegen die Sylvische Spalte gestellt sind (Fig. 45 obere Reihe). Diese Furchenbildung am vordern Theil des Gehirns steht damit im Zusammenhang, dass bei allen Säugethieren mit Ausnahme der Cetaceen und Primaten, derjenigen Ordnungen also, bei denen die Riechwindungen mehr oder weniger verkümmert sind, am vordern Theil des Gehirns die Bogenwindung zur Oberfläche tritt und an dieser Stelle durch eine quer oder schräg gestellte Furche von den dahinterliegenden Windungen geschieden ist; nach vorn geht sie unmittelbar in die Riechwindung über, von der sie abermals durch eine meistens seichtere Querfurche getrennt ist (Fig. 43

Gf). Die Stelle, wo die Bogenwindung zu Tage tritt, liegt zuweilen sehr nahe an der vordern Hirngrenze: so bei den Carnivoren, bei denen aber diese Windung sich stark in die Breite entwickelt, so dass sie mit der Riechwindung ganz den sonst dem Frontalhirn entsprechenden Platz einnimmt. In andern Fällen liegt jene Stelle weiter zurück, es pflegt dann

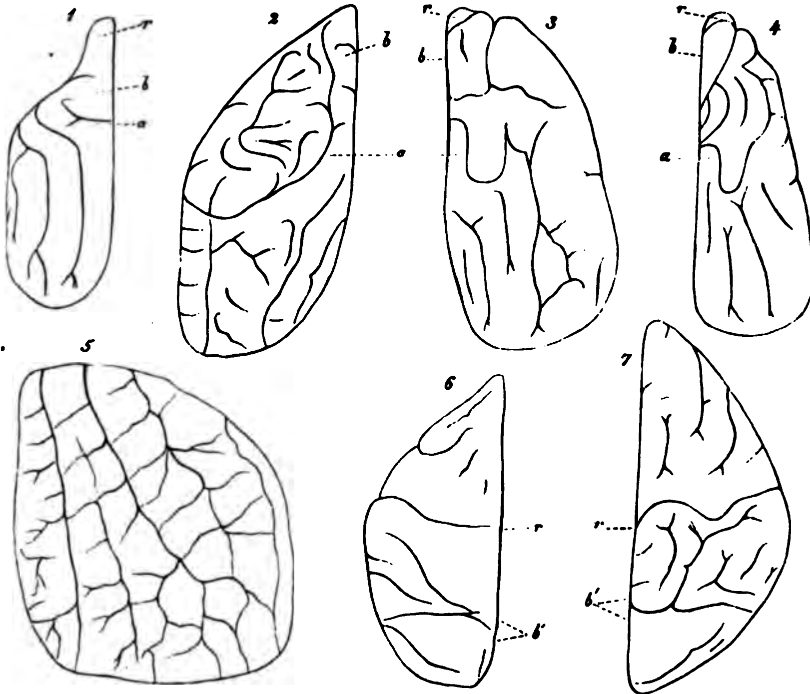


Fig. 45. Das grosse Gehirn verschiedener Säugethiere von oben gesehen, im Umriss, um den Verlauf der Furchen zu zeigen. (*6* nach GRATIOLET, die übrigen nach der Natur.) *1* Hund ($^2/_3$ der natürlichen Grösse). *2* Kalb ($^1/_2$). *3* Schaf ($^2/_3$). *4* Schwein ($^2/_3$). *5* Delphin ($^1/_2$). *6* Cercopithecus Sabaeus ($^2/_3$). *7* Chimpanze ($^1/_2$). Die obere Reihe zeigt den gewöhnlichen Typus der Faltenbildung, die untere (Cetaceen und Primaten) einen abweichenden. In *1—4* bezeichnet *a* die ungefähre Grenze, von welcher nach vorn transversale, nach hinten longitudinale Faltenrichtung vorherrscht. *b* Bogenwindung. *r* Riechwindung. In *5* ist die longitudinale Faltenrichtung an der ganzen Oberfläche vorherrschend, löst sich aber im Occipitaltheil durch secundäre Falten in eine netzförmige Anordnung der Furchen auf. In *6* und *7* bezeichnet *r* (der ROLANDO-sche Spalt) die Grenze, von der aus nach vorn longitudinale, nach hinten transversale Faltenrichtung vorherrscht. *b'* Zur Oberfläche tretender Theil der Bogenwindung (Zwickel und Vorzwickel).

der frei liegende Theil der Bogenwindung mehr in die Länge als in die Breite entwickelt zu sein, so dass er nur einen schmalen Raum seitlich vom vordern Theil der Längsspalte ausfüllt. Doch nicht bloss diejenigen Falten, die von dem Hervortreten der Bogen- und Riechwindung herrühren, sind quer gerichtet; auch die übrigen auf diesen vorderen Theil

des Gehirns sich erstreckenden Furchen nehmen dieselbe transversale Richtung an. Dabei können entweder die nämlichen Falten, die an der Occipitalfläche die longitudinale Richtung besitzen, vorn in die transversale umbiegen, oder es können plötzlich die Längsfurchen unterbrochen werden und Querfurchen an ihre Stelle treten. Für das erstere Verhalten ist das durch die Regelmässigkeit und Symmetrie seiner Windungen ausgezeichnete Carnivorengehirn ein augenfälliges Beispiel (Fig. 45, *1*); dem zweiten Typus folgen die meisten anderen windungsreicheren Säugethierhirne, wobei übrigens immerhin einzelne der Längsfurchen oft in Querfurchen sich fortsetzen. Meistens sind es zwei Hauptfurchen, welche so entweder vollkommen selbständig oder nach rückwärts in Längsfurchen übergehend den Frontaltheil des Gehirns transversal durchziehen; zu ihnen kommt dann noch die hintere Begrenzungsfurche der Bogenwindung, sowie die Furche zwischen Bogen- und Riechwindung, so dass die Gesammtzahl der vorderen Querfurchen meistens auf vier sich beläuft (Fig. 45, *3* und *4*).

Sowohl die longitudinalen wie die transversalen Falten sind gewöhnlich nur an der oberen und äusseren Fläche der Hemisphären sichtbar. Die Basis des grossen Gehirns pflegt ganz und gar von den bereits früher besprochenen Furchen und Windungen eingenommen zu sein, nämlich vorn von der Riechwindung und hinten von dem lobus hippocampi (Fig. 43 *ob. H*), neben denen höchstens ein schmaler Saum sichtbar bleibt, der den äussersten Windungen der Hirnoberfläche angehört. Auf dem medianen Durchschnitt wird in den meisten Gehirnen die Oberfläche vollständig von der Bogenwindung und ihren Fortsetzungen, nach hinten in den hippokampischen Lappen, nach vorn in die Riechwindung eingenommen. Nur wo diese Gebilde mehr zurücktreten, wie am Gehirn der Cetaceen, der Affen und des Menschen, kommen die Windungszüge der Oberfläche zum Theil auch hier zum Vorschein. Diese Gehirne zeigen aber noch in anderer Beziehung bedeutende Abweichungen von dem allgemeinen Furchungsgesetz des Säugethierhirns. Bei den Cetaceen, deren peripherische und centrale Geruchsorgane gänzlich verkümmern, bleibt die Bogenwindung in der Tiefe verborgen, und eine Riechwindung existirt überhaupt nicht. Die Hauptfurchen der Oberfläche ziehen in der ganzen Länge des ausserordentlich in die Breite entwickelten Gehirns longitudinal von vorn nach hinten, wie es bei den übrigen Säugethieren nur am Occipitaltheil der Fall ist. Am deutlichsten ist diese Richtung ausgeprägt nahe der Längsspalte; weiter nach aussen erreichen viele der quer und schräg gestellten Nebenfurchen oft die gleiche Tiefe, so dass sich eine netzförmige Faltenbildung entwickelt (*5* Fig. 45)[1].

[1] Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du système nerveux, t. I, p. 369.

Einem gemeinsamen, von dem der übrigen Säugethiere abweichenden Entwicklungsgesetz folgt die Furchung des Primatengehirns. Bei ihm bleibt die Riechwindung, welche ganz auf einen Riechkolben reducirt ist, an der Basis des Gehirns verborgen. Die Bogenwindung tritt zwar an die Oberfläche hervor, aber dies geschieht nicht am Frontal- sondern am Occipitaltheil des Gehirns (Fig. 45, 6 und 7 b'). Hier entsendet der gyrus fornicatus, während er um den Balkenwulst sich umschlägt, um in die Hakenwindung überzugehen, einen Ausläufer zur Oberfläche, der sich in zwei Läppchen, den sogenannten Zwickel und Vorzwickel (Cuneus und Praecuneus), spaltet (*Pr*, *Cn* Fig. 47). Dieser Ausläufer kommt inselförmig an der Oberfläche zum Vorschein, denn nach vorn und hinten ist

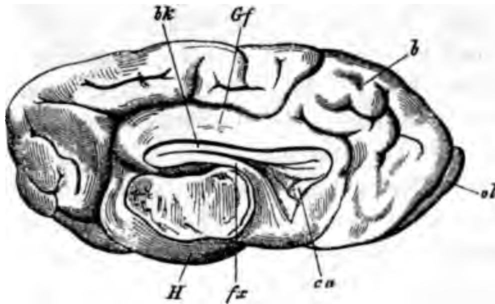


Fig. 46. Gehirn eines Hundes auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. *Gf* Bogenwindung. *b* Vorderer, zur Oberfläche tretender Theil derselben. *ol* Riechwindung. *H* Ammonswindung. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* Vordere Commissur.

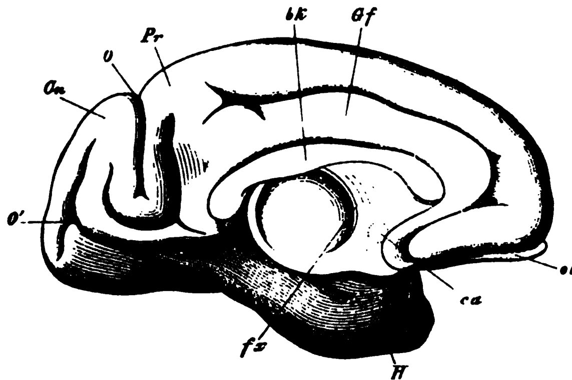


Fig. 47. Gehirn eines Affen (Macacus) auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. Nach GRATIOLET. *Gf*, *ol*, *H*, *bk*, *fx*, *ca* wie in der vorigen Figur. *Pr* Vorzwickel. *Cn* Zwickel. *O* Senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* Horizontale Hinterhauptsfurche.

er von andern Windungen umgeben, gegen welche Zwickel und Vorzwickel häufig durch quere Furchen begrenzt sind; ebenso sind dieselben von einander durch eine tiefe Querfurche, die senkrechte Hinterhaupts-

---

PANSCH, Morphologisches Jahrbuch, herausgeg. von GEGENBAUR. Bd. 5, S. 193. MEYNERT, Archiv f. Psychiatrie VII, S. 257.

furche, getrennt (O). Ein ähnlicher transversaler Verlauf der Falten waltet nun aber am ganzen Occipitaltheil des Gehirns vor, von der Stelle an, die dem Stiel der Sylvischen Spalte entspricht, bis zur Hinterhauptsgrenze. Nach vorn ist die Hauptfurche, welche in querer Richtung von oben nach unten verläuft, der ROLANDO'sche Spalt oder die Centralfurche (R Fig. 48): vor und hinter ihr bemerkt man am Gehirn des Menschen und der höheren Affen (Fig. 45, 7) eine Querfalte, die vordere und hintere Centralwindung (VC, HC Fig. 48); beide sind durch kürzere Querfurchen von ihrer Umgebung, jene von den Stirnwindungen, diese vom Vorzwickel, geschieden. Eine letzte tiefgehende Quer-

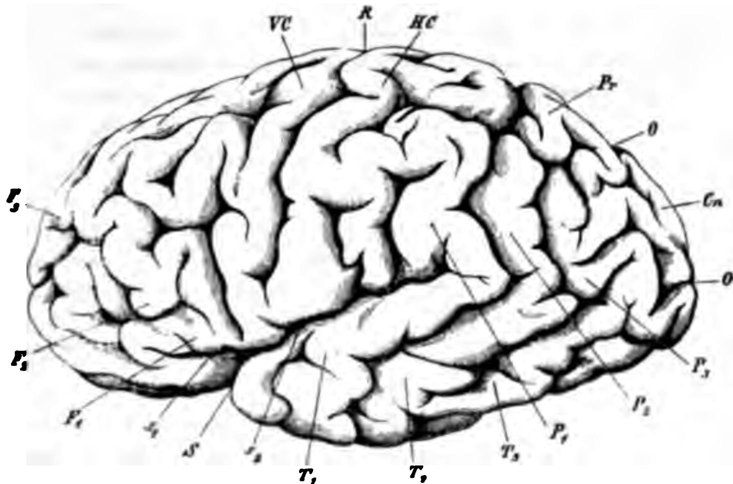


Fig. 48. Furchen und Windungen des menschlichen Gehirns. Linke Seitenansicht. S Sylvische Spalte. s_1 Vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. F_1 Erste, F_2 zweite, F_3 dritte Stirnwindung. VC Vordere, HC hintere Centralwindung. R ROLANDO'sche Spalte oder Centralfurche. T_1 Erste, T_2 zweite, T_3 dritte Schläfenwindung. P_1 Erste, P_2 zweite, P_3 dritte Scheitelbogenwindung. Pr Vorzwickel. Cn Zwickel. O Senkrechte Hinterhauptsfurche. O' Horizontale Hinterhauptsfurche.

furche sieht man endlich an der hintern Grenze des Occipitalhirns: es ist die horizontale Occipitalfurche, welche zwischen dem Zwickel und den an die Hirnbasis herabtretenden Windungen sich einsenkt (O'). Im Ganzen bemerkt man demnach fünf mehr oder wenige tiefe Querfurchen an der Oberfläche des Occipitalhirns, von denen drei den Ausläufern der Bogenwindung und ihrer Umgrenzung angehören. Dagegen wird am Stirn- und Schläfetheil des Gehirns, also nach vorn vom aufsteigenden, nach unten vom horizontalen Ast der Sylvischen Spalte, der Verlauf der Furchen und Windungen im allgemeinen ein longitudinaler, wobei sie sich zugleich bogenförmig um den Stiel der Sylvischen Spalte krümmen. Sowohl am Frontal- wie am Temporaltheil des Gehirns kann

man drei solche Längsfalten unterscheiden: sie bilden die drei Stirn- und die drei Schläfewindungen (F_1—F_3, T_1—T_3), welche sämmtlich auch noch an der Basis des Gehirns sichtbar sind (Fig. 31 S. 61). An der Uebergangsstelle des Occipitaltheils in den Temporaltheil nehmen die Falten eine Mittelstellung ein zwischen dem queren und longitudinalen Verlauf, so dass hier in den Scheitelbogenwindungen (P_1—P_3) ein allmäliger Uebergang aus der einen in die andere Richtung stattfindet; nicht so am Stirntheil, wo die drei Frontalwindungen plötzlich durch die auf sie senkrechte vordere Centralwindung unterbrochen werden. Hiernach können wir am Primatengehirn wie am Gehirn der übrigen Säugethiere quere und longitudinale Falten unterscheiden. Aber die wesentliche Differenz besteht darin, dass bei den Primaten die queren Furchen am Occipitaltheil, die longitudinalen am Frontaltheil vorkommen, während bei den übrigen Säugethieren das umgekehrte der Fall ist. Der ähnliche Unterschied findet sich im Verlauf der Bogenwindung: diese tritt bei den Primaten am hintern, bei den übrigen Säugethieren am vordern Theil der Oberfläche zu Tage, was sich am deutlichsten zeigt, wenn man das Primatengehirn mit einem andern Säugethierhirn auf dem Medianschnitt vergleicht (Fig. 46 und 47). Diese Differenzen hängen wahrscheinlich mit dem abweichenden Wachsthumsgesetz beider Gehirnformen zusammen. Das Hirn der meisten Säugethiere wächst während seiner Entwicklung in seinem Occipitaltheil stark in die Breite, der Stirntheil bleibt schmal, es gewinnt daher meist eine nach vorn keilförmig verjüngte Form (vergl. die erste Reihe der Fig. 45). Beim Gehirn der Primaten dagegen überwiegt am Occipitaltheil das Längen-, am Frontaltheil das Breitenwachsthum: es nimmt so die Form eines Ovoides an, dessen Hälften vorn sich innig berühren, während sie hinten klaffend auseinandertreten und überdies durch geringere Höhe Raum lassen für das kleine Gehirn, das von ihnen bedeckt wird (Fig. 45, *6* u. 7, und Fig. 49).

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Querfurchen am grossen Gehirn des Menschen und wahrscheinlich der Primaten überhaupt die ursprünglichen sind, indem sie bei jenen nach Ecker schon im fünften Monat des Embryonallebens auf der zuvor glatten Oberfläche sich auszubilden beginnen, während die ersten Spuren der Longitudinalfurchen erst im Laufe des siebenten Monats erscheinen[1]). Solcher queren, in Bezug auf die Sylvische Spalte annähernd radiären Furchen bemerkt man am fötalen Gehirn vier bis fünf. Die stärkste unter ihnen wird zur Centralfurche. Bei den Affen ist dieselbe weniger ausgebildet, dafür ist hier die weiter nach hinten gelegene senkrechte Occipitalfurche, die darum zuweilen als Affenspalte bezeichnet wird, mehr entwickelt. Die hinter dieser befindliche horizontale Occipitalfurche ist am menschlichen

1) Ecker, Arch. f. Anthropologie, Bd. 3, S. 203 f.

Gehirn fast nur auf dem Medianschnitt sichtbar (Fig. 37 und 48 *O'*). Sie ist es, die durch ihre Vorragung im hintern Horn die Vogelklaue des Primatengehirns bildet (*vk* Fig. 38). Beim Menschen vereinigt sie sich mit der senkrechten Occipitalfurche unter spitzem Winkel, so dass hier der Zwickel ein keilförmig ausgeschnittener, von der Bogenwindung scheinbar getrennter Lappen ist (*Cn* Fig. 37). Bei den Affen ist die horizontale Occipitalfurche weniger tief, der Zusammenhang des Zwickels mit der Bogenwindung wird daher unmittelbar sichtbar (Fig. 47). Während so in dem hinter der Centralfurche gelegenen Theil des Primatengehirns noch mehrere starke Querfurchen sich ausbilden, sind diese in der vorderen Hälfte weniger ausgeprägt. Dagegen kommen die in der späteren Zeit der Embryonalentwicklung erscheinenden longitudinalen Furchen und Windungen gerade am Stirn- und Schläfetheil zur Ausbildung. Die an dem Gehirn aller Primaten zu unterscheidenden drei Longitudinalfalten bilden an Stirne und Schläfen einen unteren, mittleren und oberen Windungszug (Fig. 48). Aber diese Windungszüge bilden nicht, wie bei vielen andern Säugethieren, die Sylvische Spalte umkreisend zusammenhängende Windungsbogen, sondern die drei Stirnwindungen werden durch die vordere Centralwindung unterbrochen, von den drei Schläfewindungen verläuft sogar nur die oberste in einem starken den horizontalen Schenkel der Sylvischen Spalte umgreifenden Bogen bis zur hintern Centralwindung, die zweite und dritte werden durch die von den übrigen Radiärfurchen des Occipitalhirns umgrenzten Lappen, den Vorzwickel und Zwickel, in ihrem Lauf aufgehalten [1]). An der Basis des Gehirns hängt die untere Schläfenwindung vorn mit dem kolbenförmigen Ende des hippokampischen Lappens zusammen, hinten geht sie in den äusseren Schenkel eines U-förmig gekrümmten Windungszugs über, welcher die Basis des Occipitalhirns einnimmt, und dessen innerer Schenkel in den Stiel des hippokampischen Lappens einmündet (*O* Fig. 31)[2]). Der vordere Theil der Gehirnbasis wird von den nach unten umgeschlagenen drei Stirnwindungen eingenommen, von denen die mittlere und untere am Rand der Sylvischen Spalte in einander übergehen (F_1, F_2, Fig. 31).

Das Furchungsgesetz der Hirnoberfläche lässt sich, wie ich glaube, theils aus den eigenen Wachsthumsspannungen des Gehirns, theils aus

1) Die Windungszüge, in welche so die drei Schläfewindungen auf der Oberfläche des Scheitelhirns sich fortsetzen, sind die vordere, mittlere und hintere Scheitelbogenwindung von Bischoff. Die hintere Scheitelbogenwindung (P_3 Fig. 48) spaltet sich gegen die Medianlinie hin in zwei Schenkel, deren einer, ihre directe Fortsetzung, in die Mitte des Zwickels übergeht, während der andere sich nach oben umbiegend eine kleine Windung zwischen Zwickel und Vorzwickel bildet, es ist die vierte Scheitelbogenwindung Bischoff's. Der Vorzwickel steht ausserdem durch zwei breite Verbindungszüge und der Zwickel durch einen schmalen mit dem gyrus fornicatus im Zusammenhang: diese drei Verbindungen sind, wie die Bogenwindung selbst, nur auf dem Medianschnitt sichtbar (Fig. 37). Im übrigen bemerkt man auf dem letztern nur solche Hauptwindungen, die auch an der Oberfläche gesehen werden, dagegen kommen einige Nebenwindungen vor, so ist namentlich die untere Stirnwindung F_3) auf ihrer medianen Oberfläche durch eine Nebenfurche in zwei Abtheilungen geschieden; häufig kommen dazu am vordern Ende einige weitere Nebenfurchen, die aber nach kurzem Verlaufe aufhören. Vgl. Gratiolet, Mémoire sur les plis cerebraux de l'homme et des Primates. Paris 1854. Bischoff, Abhandlungen der bayr. Akademie der Wissensch. Bd. 10. München 1868. Ecker, Die Hirnwindungen des Menschen. Braunschweig 1869. Pansch, Die Furchen und Wulste am Grosshirn des Menschen. Berlin 1879.

2) Aeussere untere und innere untere Hinterhauptswindung Bischoff's, spindelförmiges und zungenförmiges Läppchen Huschke's.

dem Einfluss der umschliessenden Schädelkapsel auf dasselbe ableiten. Auf die erste dieser Bedingungen dürften die in der frühesten Zeit der Entwicklung auftretenden Furchen zurückzuführen sein. Soll eine Oberfläche durch Faltenbildung an Ausdehnung zunehmen, so wird sie nothwendig in derjenigen Richtung sich aufrollen, in welcher dies mit dem geringsten Widerstande geschehen kann. Ist die Oberfläche in transversaler Richtung stärker gespannt als in longitudinaler, so wird sie demnach in transversale Falten gelegt oder um eine transversale Axe aufgerollt werden, ähnlich wie ein feuchtes Papier, an dem man rechts und links einen Zug ausübt; umgekehrt muss sie, wenn die Spannung in longitudinaler Richtung stärker ist, sich longitudinal falten oder aufrollen. Findet die Faltung regelmässig in einer Richtung statt, so wird dies bedeuten, dass der Spannungsunterschied der Oberfläche während ihres Wachsthums ein constanter war; eine unregelmässige Faltung wird dagegen andeuten, dass die Richtung der grössten Spannung gewechselt hat. Wenn nun irgend ein Gebilde nach verschiedenen Richtungen mit ungleicher Geschwindigkeit wächst, so müssen an der Oberfläche desselben Spannungen entstehen, welche in verschiedenen Richtungen ungleich sind, und zwar muss die Richtung der grössten Spannung zur Richtung der grössten Wachsthumsenergie senkrecht sein, denn ein wachsendes Gebilde kann als ein zusammenhängender elastischer Körper betrachtet werden, bei welchem die durch das Wachsthum veranlasste Deformation irgend eines Theils auf alle andern eine dehnende Wirkung ausübt, welche an denjenigen Punkten am grössten sein wird, wo die geringste selbständige Deformation stattfindet. Die Furchung des kleinen Gehirns mit seinem einfachen Wachsthums- und Faltungsgesetz scheint dieses Princip um so mehr zu bestätigen, da nach der Lage desselben die Einflüsse der Schädelform hier hinwegfallen dürften. Am kleinen Gehirn überwiegt bedeutend während seiner ganzen Entwicklung das Längenwachsthum. Seine grösste Oberflächenspannung muss daher in der transversalen Richtung stattfinden, in welcher in der That seine Furchen verlaufen. Nach dem gleichen Princip werden wir erwarten dürfen, dass bei den Primaten die Faltenbildung des grossen Gehirns mit zwei verschiedenen Wachsthumsperioden desselben zusammenfällt, mit einer ersten, in welcher allgemein das Wachsthum in der Richtung von vorn nach hinten ein Maximum ist, und mit einer zweiten, in welcher am Stirn- und Temporaltheil die Wachsthumsenergie in transversaler Richtung überwiegt. In der That zeigt die Vergleichung embryonaler Gehirne aus verschiedenen Stadien der Entwicklung auf den ersten Blick, dass die Durchmesserverhältnisse des menschlichen Gehirns während der Ausbildung seiner Form wesentliche Veränderungen erfahren (Fig. 49). Während der ersten Wochen der Entwicklung nähert sich das Gehirn im Ganzen noch der Kugelform, der longitudinale Durchmesser ist vom grössten Querdurchmesser wenig verschieden. Dieser letztere liegt hinter der Sylvischen Spalte, welche, da sich der Schläfelappen noch nicht entwickelt hat, in dieser Zeit eigentlich noch eine Grube darstellt. Indem sich die Grube zur Spalte schliesst, rückt der grösste Querdurchmesser weiter nach vorn und fällt mit der Stelle zusammen, wo die Spalte vom Schläfelappen überwachsen wird. Während dieser ganzen Zeit überflügelt aber der Längsdurchmesser der Hemisphären immer mehr deren queren Durchmesser, so dass das Verhältniss beider, das noch im dritten Monat 1 : 0,9 war, im Verlauf des fünften und sechsten auf 1 : 0,7 herabsinkt. In diese Zeit fällt nun die Ausbildung der ersten bleibenden Furchen, welche sämmtlich

Querfurchen sind, und zwar entstehen zuerst, im Laufe des fünften Monats, die Centralfurche, die senkrechte und horizontale Hinterhauptsfurche [1]), wozu sich im Laufe des sechsten Monats die übrigen primären Radiärfurchen gesellen (Fig. 49 2, 3) [2]). Vom Ende des sechsten Monats an beginnen sich nun die Wachsthumsverhältnisse des Gehirns zu verändern. Zwar bleibt die Totalform

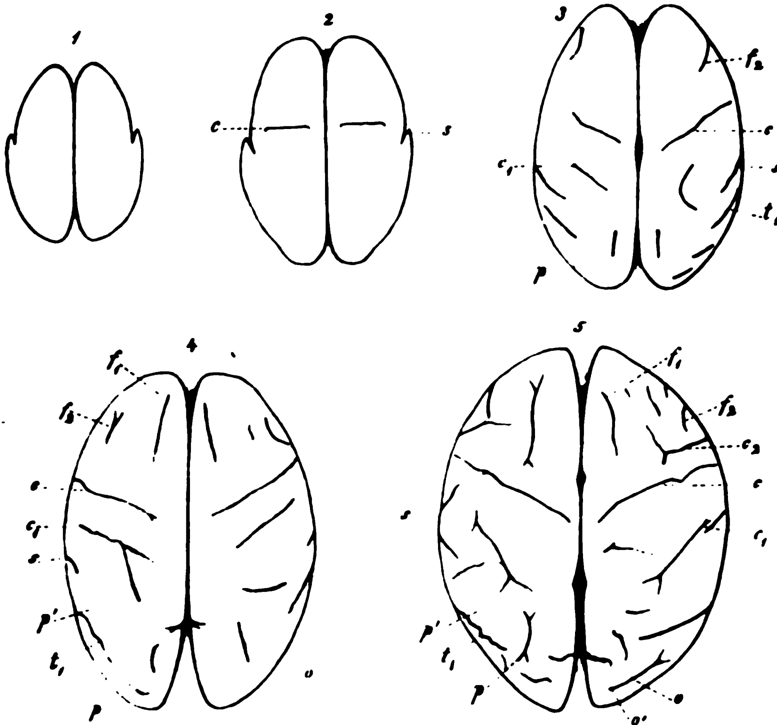


Fig. 49. Embryonale menschliche Gehirne aus verschiedenen Stadien der Entwicklung, in $1/2$ der natürl. Grösse. Obere Ansicht. Nach A. Ecker. 1 Aus dem 4. Monat (16. Woche). 2 Aus dem 5. Monat (20. Woche). 3 Aus dem 6. Monat. 4 Aus dem 7. Monat. 5 Aus dem 8. Monat (32. Woche). s Sylvische Spalte. c Centralfurche. c_1 Postcentralfurche. c_2 Präcentralfurche. f_1 Obere Stirnfurche. f_2 Untere Stirnfurche. p Scheitelbogenfurche (Interparietalfurche). p' Vorderer, in c_1 übergehender Theil derselben. t_1 Obere Schläfenfurche. o Senkrechte Occipitalfurche. o' Horizontale Occipitalfurche.

desselben, wie sie im Verhältniss des Längendurchmessers zum grössten Querdurchmesser sich ausspricht, im wesentlichen die nämliche, dagegen treten in dem Wachsthum der einzelnen Theile bedeutende Verschiedenheiten gegen früher hervor. Vergleicht man fötale Gehirne vom sechsten bis zum siebenten Monat, so fällt bei der Betrachtung von oben sogleich auf, dass, während der von der

1) Fissura occipitalis perpendicularis (parieto-occipitalis) und transversa (calcarina).
2) Ecker, Archiv f. Anthropologie, Bd. III, S. 212.

Centralfurche nach hinten sich erstreckende Theil in seinem Breite- und Längedurchmesser annähernd gleichförmig zunimmt, der Stirntheil des Gehirns mehr in die Breite als in die Länge wächst (*4*, *5*). Eine ähnliche Veränderung erfährt der Schläfelappen. Die vordere Spitze desselben reicht schon beim sechsmonatlichen Fötus bis nahe an den nach unten umgeschlagenen Rand des Stirnlappens, aber er ist noch schmal, so dass die Sylvische Grube weit offen ist. In den folgenden Monaten erst schliesst sich dieselbe zur Spalte, indem der Schläfelappen vorzugsweise in die Höhe, verhältnissmässig weniger in die Länge wächst. Die hier angedeuteten Veränderungen treffen nun genau mit der Ausbildung des zweiten Faltensystems, der longitudinalen Furchen, zusammen. Da vorzugsweise das Frontalhirn in die Breite wächst, so müssen hauptsächlich die Stirnwindungen die longitudinale Richtung annehmen. Der Schläfelappen wächst am raschesten in die Höhe, auch hier müssen demnach die sich bildenden Falten von hinten nach vorn verlaufen, im Sinne des um die Sylvische Spalte gekrümmten Bogens. An beiden Theilen der Gehirnoberfläche nehmen nicht nur die neu sich bildenden Falten diese Richtung an, sondern auch einige anfänglich radiär verlaufende Furchen werden später longitudinal und bogenförmig gekrümmt. So gewinnt die Centralfurche selbst eine schräge Stellung (*2* und *3*), die untere Stirn- und die obere Schläfenfurche sind im sechsten Monat als radiäre oder transversale Furchen angelegt, ordnen sich dann aber durch die Richtungsänderung, die sie erfahren, dem System der Longitudinalfurchen unter (f_2, t_1). Anders verhält es sich mit dem zwischen der Centralfurche und der Hinterhauptsspitze gelegenen Theil der Hirnoberfläche. Hier behalten im allgemeinen die transversalen Furchen ihre ursprüngliche Richtung, während sie an Tiefe und Ausdehnung zunehmen und nur gegen den Schläfelappen hin allmälig in die longitudinale Bahn übergehen[1]).

Eine dem Wachsthum des Gehirns entgegengesetzte Wirkung muss der Widerstand der Schädelkapsel hervorbringen, der aber wahrscheinlich erst von der spätesten Zeit des Embryonallebens an und nach der Geburt, in der Zeit wo die bleibende Schädelform sich ausbildet, namentlich in Folge des verschiedengradigen Wachsthums der Knochen längs der einzelnen Nähte und des successiven Verschlusses der letzteren sich geltend macht. Findet das wachsende Gehirn einen solchen äusseren Widerstand, so wird es sich nun in Falten legen, welche die Richtung des geringsten Widerstandes einhalten. Bei der dolichocephalen Schädelform werden also die Furchen vorzugsweise longitudinal, von vorn nach hinten, bei der brachycephalen werden sie transversal verlaufen. In der That ist ein solcher Zusammenhang der vorherrschenden Windungsrichtung mit der Schädelform von L. Meyer[2]) und Rüdinger[3]) festgestellt worden. Die wirkliche Faltung eines gegebenen Gehirns wird aber natürlich stets das resultirende Erzeugniss dieser beiden Wirkungen der selb-

1) Die einzige Furche, die eine Ausnahme hiervon macht, ist die Interparietalfurche (*p*), welche später die Scheitelbogenwindnngen gegen den Zwickel und Vorzwickel begrenzt (vgl. Fig. 48). Messungen embryonaler Gehirne, welche die obigen Angaben unterstützen, habe ich in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 101) mitgetheilt.

2) Centralblatt für die med. Wissensch. 1876. Nr. 43.

3) Rüdinger, Ueber die Unterschiede der Grosshirnwindungen nach dem Geschlecht beim Fötus und Neugeborenen. München 1877. S. 5 f.

ständigen Wachsthumsspannungen und der äussern Widerstände sein, von denen die ersteren hauptsächlich in den ursprünglich angelegten Furchen, die letzteren in den später hinzutretenden Veränderungen zur Geltung kommen müssen.

Viertes Capitel.

Verlauf der nervösen Leitungsbahnen.

1. Allgemeine Verhältnisse der Leitung.

Die Betrachtung der Bauelemente des Nervensystems hat bereits der Vorstellung Raum gegeben, dass Gehirn und Rückenmark samt den aus ihnen entspringenden Nerven ein System leitender Fasern bilden, die in den Centralorganen durch zahlreiche Knotenpunkte, die Ganglienzellen, in Verbindung gesetzt sind, während sie in der Peripherie des Körpers in von einander getrennte Bezirke ausstrahlen. Auch die äusseren Formverhältnisse der Centralorgane scheinen diese Vorstellung zu unterstützen. Denn sie lehrten uns eine Reihe von Formationen grauer Substanz kennen, welche die von den äussern Organen herankommenden Fasern sammeln und ihre Verbindung mit höher gelegenen grauen Anhäufungen vermitteln, bis endlich die zuerst in den Rückenmarkssträngen, dann in den Hirnschenkeln und schliesslich im Stabkranz nach oben strebenden Leitungsbahnen in die Hirnrinde eintreten; hier aber weisen die Commissuren auf einen Zusammenhang der Rindenelemente beider Hirnhälften hin. Es erhebt sich jetzt die Frage, ob dies im allgemeinen gewonnene Structurbild auch im einzelnen sich bestätige, und wie der Verlauf der verschiedenen nervösen Leitungswege beschaffen sei.

Die in den Nervenfasern geleiteten Vorgänge bezeichnet man, weil ihre greifbarsten Ursachen äussere Reize sind, allgemein als **Reizungen** oder **Erregungen**. In solchen Fällen, wo diese Vorgänge ihren nächsten Ursprung nicht ausserhalb, sondern in den Zuständen der nervösen Theile selber zu haben scheinen, pflegt man dann eine **innere** Reizung der letzteren anzunehmen. Als Zeichen der Erregung wird am häufigsten die Empfindung oder die Muskelbewegung benützt; doch sind dies keineswegs die einzigen Effecte äusserer oder innerer Reize. Die Erregung kann in der Form irgend eines andern physiologischen Processes, z. B. als Drüsensecretion, als Wärmesteigerung, sich äussern, unter Umständen vermag sie sogar auf andere Reizungsvorgänge hemmend einzuwirken. (Vergl. Cap. VI.)

Nach der Richtung, in welcher die Reizungsvorgänge übertragen werden, unterscheiden wir die Leitungsbahnen als *centripetale* und *centrifugale*. Bei den ersteren beginnt die Reizung an irgend einer Stelle der Peripherie des Körpers und nimmt die Richtung nach dem Centralorgan. Bei den letzteren geht sie vom Centralorgan aus und ist nach peripherischen Theilen gerichtet. Die physiologischen Effecte der centripetal geleiteten Reizung sind, sobald sie zum Bewusstsein gelangen, Empfindungen. Häufig tritt zwar dieser Enderfolg nicht ein, sondern die Erregung reflectirt sich, ohne auf das Bewusstsein zu wirken, in einer Bewegung. Doch werden auch in diesem Fall, wenigstens theilweise, die nämlichen Leitungswege in Anspruch genommen, die den bewussten Empfindungen dienen. Wir bezeichnen daher die centripetalen Leitungsbahnen allgemein als die *sensorischen*. Von mannigfaltigerer Art sind die physiologischen Resultate der centrifugal geleiteten Reizungen: diese können sich in Bewegungen quergestreifter und glatter Muskeln, in Drüsensecretionen, in parenchymatösen Absonderungen und in den von letzteren abhängigen Ernährungs- und Wachsthumsvorgängen äussern. In der nachfolgenden Darstellung werden wir jedoch nur die Bewegungsleitung oder die *motorischen* Bahnen berücksichtigen, da diese den wichtigsten, für psychologische Erfolge allein in Betracht kommenden Antheil der centrifugalen Leitung darstellen. Diejenigen Muskelbewegungen, welche aus der Umsetzung einer sensorischen Reizung in eine motorische Erregung hervorgehen, bezeichnen wir als *Reflexbewegungen*; jene dagegen, die zunächst aus einer inneren Reizung in den motorischen Gebieten des Centralorgans entspringen, nennen wir *automatische Bewegungen*. Bei den Reflexbewegungen werden somit nach einander die centripetale und centrifugale Leitung, bei den automatischen Bewegungen wird unmittelbar nur die letztere in Anspruch genommen.

Die Leitung der Erregungen geschieht auf die relativ einfachste Weise, so lange sie durch den ununterbrochenen Zusammenhang der Nervenfasern vermittelt wird. Sie gestaltet sich verwickelter, wenn der Verlauf der letzteren durch graue Substanz unterbrochen ist. Hierbei können nicht nur Verzweigungen und Richtungsänderungen der Leitungswege stattfinden, sondern es kann auch der Enderfolg des Reizungsvorganges wesentlich verändert werden, sei es dadurch, dass die Zelle Leitungsbahnen, die mit verschiedenartigen Endgebieten zusammenhängen, mit einander verbindet, sei es dadurch, dass in ihr selbst der Vorgang modificirt wird. Endlich wird da, wo durch Einschaltung grauer Substanz eine Leitungsbahn sich in mehrere Zweige trennt, stets die Frage gestellt werden können, auf welchem Wege die Erregung am häufigsten, etwa schon bei mässiger Intensität des Reizes, sich fortpflanzt, und welche Wege die selteneren

sind, die vielleicht nur bei starken Reizen oder bei ungewöhnlicher Beschaffenheit der Reizbarkeit eingeschlagen werden. Kurz, in allen solchen Fällen wird die Hauptbahn von den Neben- und Zweigbahnen zu unterscheiden sein.

Bei dieser ganzen Untersuchung stützt man sich auf ein Princip, ohne welches dieselbe überhaupt nicht geführt werden könnte, auf das Princip nämlich, dass innerhalb jeder Leitungsbahn der Reizungsvorgang isolirt bleibt, nicht auf benachbarte Bahnen überspringt. Die Richtigkeit dieses Princips, welches als das Gesetz der isolirten Leitung bezeichnet wird, erhellt aus der Thatsache, dass die Erregungsvorgänge im allgemeinen, bei normaler Beschaffenheit der Reizbarkeit und nicht zu hoher Intensität der Reize, örtlich beschränkt bleiben. Ein genau localisirter äusserer Eindruck auf eine Sinnesoberfläche erzeugt eine scharf begrenzte Empfindung, ein auf eine bestimmte Bewegung gerichteter Willensimpuls bringt eine umschriebene Muskelzusammenziehung hervor. Mehr freilich als eine in der Regel stattfindende Sonderung der Vorgänge in den Hauptbahnen beweisen diese Thatsachen nicht, eine strenge Isolirung der Reizung innerhalb jeder Primitivfibrille ist nicht einmal während des peripherischen und noch weniger während des centralen Verlaufs derselben sichergestellt. Vor allem aber erscheint die Nervenzelle durch die vielen Fortsätze, die sie entsendet, als ein Organ, welches Leitungswege vereinigt oder zerstreut.

Werden durch irgend welche Bedingungen bestimmte Bahnen unterbrochen, so machen sich mehr oder minder empfindliche Leitungsstörungen geltend. Diese gestalten sich verschieden je nach der Beschaffenheit der centralen und peripherischen Organe, welche von einander getrennt werden. Im Gebiet der sensorischen Leitungsbahnen tritt entweder verminderte Empfindlichkeit oder vollständige Aufhebung der Empfindung, Anästhesie, ein; häufig sind diese Erscheinungen, als Hemianästhesie, auf Eine Körperseite beschränkt. Im Gebiet der motorischen Bahnen kommt ebenso bald eine vollständige Lähmung gewisser Muskeln, Paralyse, bald theilweise Lähmung, Parese, zur Beobachtung. Von beiden ist die mangelnde Ordnung der Bewegungen bei erhaltener Contractionsenergie, die Ataxie, zu unterscheiden; sie ist eine gewöhnliche Folge anästhetischer Zustände der Bewegungsorgane. Auch die motorischen Lähmungszustände können übrigens bloss einseitig, als Hemiplegie und Hemiparese, auftreten.

2. Methoden zur Erforschung der Leitungsbahnen.

Die Nachweisung der nervösen Leitungswege kann sich dreier Methoden bedienen, welche, da jede an gewissen Unvollkommenheiten leidet, womöglich sich ergänzen müssen. Die erste dieser Methoden besteht in dem physiologischen Experiment, die zweite in der anatomischen Untersuchung, die dritte in der pathologischen Beobachtung.

Das physiologische Experiment sucht auf zwei Wegen Aufschlüsse über den Verlauf der Leitungsbahnen zu gewinnen: durch Reizungsversuche und durch Untersuchungen der Leitung mittelst der Trennung der Theile. Im ersten Fall erwarten wir Steigerung, im zweiten Aufhebung der Function derjenigen Organe, die mit dem gereizten oder getrennten Theil in Verbindung stehen Gerade bei der Erforschung der centralen Leitungswege sind aber diese experimentellen Methoden mit ungewöhnlichen Schwierigkeiten und Mängeln verknüpft. Selbst die tadellose Ausführung eines Reizungs- oder Durchschneidungsversuchs gestattet im günstigsten Fall einen bestimmten Punkt einer Leitungsbahn festzustellen; um den ganzen Verlauf der letzteren zu ermitteln, müssten zahlreiche solche Versuche von der letzten Endigung im Gehirn an bis zum Austritt der zugehörigen Nerven ausgeführt werden, eine Aufgabe, deren Lösung völlig aussichtslos ist, da im Innern des Gehirns die isolirte Reizung oder Trennung einer Leitungsbahn unüberwindliche Hindernisse darbietet. Nur für zwei Fragen ist daher diese Methode mit einigem Erfolg angewandt worden: für die Frage nach dem Verlauf der Leitungsbahnen in dem einfachsten der Centralorgane, im Rückenmark, sowie in den nächsten Fortsetzungen der Rückenmarksstränge, den Hirnschenkeln; und für die Frage nach der Zuordnung bestimmter Gebiete der Hirnrinde zu bestimmten peripherischen Organen des Körpers. Die erste dieser Fragen hat man namentlich mittelst isolirter Durchschneidung einzelner Markstränge, die zweite durch beschränkte Reizungs- und Exstirpationsversuche einzelner Rindengebiete zu beantworten gesucht. Doch selbst bei dieser Beschränkung ist es schwierig einwurfsfreie Resultate zu gewinnen. Jede Reizung theilt sich fast unvermeidlich umgebenden Theilen mit, namentlich bei dem wegen seiner sonstigen Vorzüge fast allein anwendbaren Reizmittel, dem elektrischen Strom. Das nämliche gilt von den Störungen, welche einer Trennung der Nervensubstanz nachfolgen. Ist es endlich geglückt, die Einwirkung möglichst zu isoliren, so bleibt oft genug die Deutung der Erscheinungen unsicher. Die Muskelcontraction, die einer Reizung folgt, kann unter Umständen ebenso gut von einer directen Erregung motorischer Fasern wie von einer Reaction auf Empfindungseindrücke her-

rühren. Die Functionsstörungen aber, die in Folge von Durchschneidungen und Exstirpationen eintreten, lassen sich immer erst nach längerer Beobachtung feststellen. Hierdurch wird nun die Sicherheit der Resultate wieder erheblich beeinträchtigt, da sich die direct erzeugten Störungen meistens allmälig ausgleichen, wahrscheinlich indem, vermittelst der oben erwähnten Verbindungen zahlreicher Leitungswege in der grauen Substanz, andere Theile für diejenigen eintreten, deren Function aufgehoben wurde.

Die Lücken, die das physiologische Experiment lässt, ergänzt die anatomische Untersuchung insofern, als sie gerade auf jene Ermittelung der Verbindungswege zwischen functionell zusammengehörigen Gebieten hauptsächlich ausgeht, welche der physiologische Versuch zum grössten Theile unerledigt lässt. Zwei Wege hat zu diesem Zweck die Anatomie successiv eingeschlagen: die makroskopische Zerfaserung des gehärteten Organs und die mikroskopische Zerlegung desselben in eine Reihe dünner Schnitte. Wenn die erste dieser Methoden wegen der Gefahr, die sie in sich schliesst, Kunstproducte des zerlegenden Messers für wirkliche Faserzüge anzusehen, in neuerer Zeit in Verruf gekommen ist, so übersieht man einerseits, dass sie vorsichtig angewandt ein immerhin schätzbares Hülfsmittel zur Orientirung über gewisse breitere Verlaufswege abgibt, und man ist andrerseits geneigt die Gefahr zu unterschätzen, welche die Interpretation der mikroskopischen Bilder mit sich führt. Diese aber hat einen um so grösseren Spielraum, je weniger das ideale Ziel der mikroskopischen Durchforschung des Centralorgans, seine vollständige Zerlegung in eine unendliche Zahl von Schnitten genau bestimmter Richtung, thatsächlich erreichbar ist. Eine höchst bedeutsame Ergänzung findet daher die anatomische wieder an der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Indem diese feststellt, dass die Ausbildung gewisser physiologisch zusammengehöriger Fasersysteme des Centralorgans in verschiedenen Zeiträumen der fötalen Entwicklung erfolgt, macht sie es möglich, wenigstens einzelne der hauptsächlichsten Verlaufsbahnen nahezu vollständig zu verfolgen. Auch diese Methode findet freilich daran ihre Grenze, dass die gleichzeitig entwickelten Fasersysteme immer noch zahlreiche Gruppen einschliessen können, welche eine verschiedene functionelle Bedeutung besitzen.

Die pathologische Beobachtung, indem sie zu der Ermittelung der functionellen Störungen diejenige der anatomischen Veränderungen hinzufügt, vereinigt in gewissem Grade die Vorzüge der physiologischen mit denjenigen der anatomischen Untersuchung. Für die Erforschung der Leitungswege aber ist die pathologisch-anatomische Beobachtung vor allem dadurch fruchtbar geworden, dass sie auf ein ähnliches Princip wie die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung sich stützen kann, indem die zu

bestimmten Functionsherden gehörenden Fasern in Folge der aufgehobenen Function der ersteren secundär erkranken, so dass, falls nicht sonstige Bedingungen eine zufällige Coexistenz der Erkrankung wahrscheinlich machen, diejenigen Fasern, die gleichzeitig pathologisch verändert sind, als functionell zusammengehörige aufgefasst werden können. Von besonderem Vortheil verspricht die Beobachtung der secundären Degenerationen durch ihre Verbindung mit dem physiologischen Experimente zu werden, wie sie von GUDDEN vorgeschlagen und in mehreren Fällen mit Erfolg ausgeführt worden ist. Diese combinirte Methode besteht darin, dass man beim Thiere an irgend einer Stelle des centralen oder peripherischen Nervensystems eine Continuitätstrennung vornimmt und die eintretenden Functionsstörungen beobachtet, um dann nach längerer Zeit auf anatomischem Wege die Bahnen festzustellen, auf denen sich die secundäre Degeneration ausbreitet.

Von den oben erwähnten drei Hauptmethoden hat die erste rein physiologische durch die Versuche von MAGENDIE, LONGET, BROWN-SÉQUARD, SCHIFF, CHAUVEAU u. A. zuerst zu einigen, freilich noch unvollkommenen Aufschlüssen über den Verlauf der Leitungsbahnen im Rückenmark und theilweise auch im verl. Mark und den Hirnschenkeln geführt. Erst in neuester Zeit, nachdem durch HITZIG und FRITSCH die früher verbreitete Meinung, dass der Hirnmantel unerregbar sei, beseitigt war, sind hierzu zahlreiche Versuche hinzu gekommen, welche auf die Feststellung der Endigungen der einzelnen Leitungsbahnen in der Hirnrinde gerichtet sind; wir werden dieselben unter Nr. 7 kennen lernen. Für die Erforschung der mikroskopischen Structur der Centralorgane haben STILLING's Arbeiten zuerst ein umfangreiches Material geliefert. Die ersten Versuche, aus den nach STILLING's Methode gewonnenen mikroskopischen Schnittbildern ein Structurschema des ganzen Cerebrospinalorgans und seiner Leitungswege zu entwerfen, rühren von MEYNERT und LUYS [1]) her. Beide Autoren, die übrigens in ihren Anschauungen beträchtlich divergiren, haben sich durch diese Versuche, an die manche der späteren Arbeiten theils berichtigend theils ergänzend anknüpfen, ohne Zweifel ein grosses Verdienst erworben. Doch sind die so gewonnenen Structurbilder grossentheils hypothetisch und haben in manchen Punkten bereits Widerlegungen erfahren. Gesichertere, aber freilich wegen des beschränkten Vorkommens der betreffenden pathologischen Affectionen nur für gewisse Leitungsbahnen zu verwerthende Ergebnisse liefert die Untersuchung der secundären Degenerationen der Nervenfasern, auf die zuerst LUDWIG TÜRCK hinwies; in neuerer Zeit sind namentlich von CHARCOT und seinen Schülern zahlreiche Beobachtungen über diesen Gegenstand gesammelt worden [2]).

1) MEYNERT, Art. Gehirn in STRICKER's Gewebelehre, S. 694 f. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 4, S. 387. LUYS, Recherches sur le système nerveux cérébro-spinal. Paris 1865. Das Gehirn, sein Bau und seine Verrichtungen. (Internat. wissensch. Bibliothek.) Leipzig 1877.

2) TÜRCK, Sitzungsber. der Wiener Akad. mathem.-naturw. Cl. Bd. 6, S. 288 und Bd. 11, S. 93. CHARCOT, Leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau. Paris 1875.

Die äusseren Merkmale der secundären Degeneration bestehen zunächst in einer Umwandlung der Markscheiden: diese werden tinctionsfähig für gewisse Farbstoffe, wie Carmin, in welchen normale Markscheiden sich nicht färben, und schwinden dann allmälig gänzlich; zugleich wandeln sich die Axencylinder in bindegewebige Fasern um, zwischen denen Fettkörnchenzellen auftreten. Die Ursachen dieser Veränderung, von welcher centrale sowohl wie peripherische Fasern ergriffen werden, sind nicht völlig aufgeklärt. Entweder betrachtet man sie mit Türck als Folgen der aufgehobenen Function oder mit Charcot als Folgen der Trennung von den Ernährungscentren. Beide Ansichten sind übrigens keineswegs unvereinbar, da bestimmte Ganglienzellen für die aus ihnen hervorgehenden Fasern möglicher Weise gleichzeitig die Bedeutung von Erregungs- und von Ernährungscentren besitzen können (vgl. Cap. VI). Der Werth der Degenerationen für die Erforschung der Leitungswege beruht darauf, dass die Veränderung stets innerhalb zusammenhängender Fasersysteme, und zwar vorzugsweise in einer Richtung von der Unterbrechungsstelle an bis zum nächsten Centralherd grauer Substanz fortschreitet. Diese Richtung fällt wahrscheinlich für alle Fasern mit der Leitungsrichtung zusammen, so dass also die Degeneration der motorischen Fasern centrifugal, diejenige der sensorischen centripetal erfolgt. Doch scheint bei länger bestehender Unterbrechung der Leitung sowie bei jugendlichen Thieren immer auch die entgegengesetzte Richtung in gewissem Grade ergriffen zu werden[1]). Verwandt dieser pathologisch-anatomischen ist die von Flechsig erst in neuerer Zeit eingeführte Methode der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Sie beruht auf dem Nachweis, dass in den verschiedenen Fasersystemen die durch ihre weisse Farbe schon makroskopisch erkennbare Markscheide zu verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung sich ausbildet, indem das Mark zuletzt in denjenigen Rückenmarkssträngen, welche direct zur Grosshirnrinde emporsteigen, etwas früher in solchen, die sich zum Kleinhirn begeben, und am frühesten in den übrigen erkennbar wird[2]). Da man nun mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen darf, dass die Markscheidenbildung in derselben Reihenfolge wie die vorangehende Entwicklung der Nervenfasern von statten geht, so lässt sich hieraus auf eine systemweise Ausbildung der Fasern schliessen, welche, insoweit als die Entwicklung der Systeme zeitlich aus einander fällt, eine Sonderung der durch sie repräsentirten Leitungsbahnen gestattet. Viel versprechend sind endlich noch die Beobachtungen über die secundäre Atrophie der zu bestimmten peripherischen Bewegungs- oder Sinnesapparaten gehörigen Centraltheile, auf welche Gudden zuerst in Versuchen an neugeborenen Thieren aufmerksam machte[3]). Auch beim erwachsenen Menschen können solche secundäre Atrophieen nach lange bestandenem Defect sich einstellen. So ist Schwund des Vierhügels nach dem Verlust des Auges schon öfter beobachtet: in einzelnen derartigen Fällen ist sogar secundäre Atrophie von Grosshirnwindungen nachgewiesen worden[4]). Da der peripherische Defect eine sehr lange Zeit bestehen muss, ehe er solche Folgen herbeiführt, so wer-

1) Westphal, Archiv f. Psychiatrie, II, S. 415. Gudden, ebend. S. 693. Mayser, ebend. VII, S. 539.

2) Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1876, S. 198.

3) Gudden, Archiv f. Psychiatrie, II, S. 693.

4) Huguenin, Correspondenzblatt f. schweizerische Aerzte 1878 Nr. 22.

den aber die auf diesem Wege zu sammelnden Erfahrungen am Menschen wohl immer verhältnissmässig spärlich bleiben.

3. Leitung in den peripherischen Nerven und im Rückenmark.

Der Gedanke liegt nahe, die Erforschung der nervösen Leitungsbahnen bei einem Endpunkte derselben anzufangen und von da zum andern Ende zu schreiten, indem man diejenige Richtung einhält, welche die geleiteten Vorgänge selber nehmen. Von diesen beginnen nun, wie oben bemerkt wurde, die einen in den peripherischen Organen und verlaufen centripetal zum Gehirn, die andern gehen vom Centralorgane aus und eilen centrifugal nach der Peripherie des Körpers. Aber es würde offenbar unzweckmässig sein, dergestalt entgegengesetzte Ausgangspunkte für die verschiedenen Leitungswege zu benützen, da diese doch an verschiedenen Stellen ihres Verlaufs in Beziehung zu einander stehen. So scheint es dem angemessen, hier überhaupt nicht ein physiologisches sondern ein anatomisches Princip in den Vordergrund zu stellen und die Verfolgung der Bahnen *bei demjenigen Punkte ihres Verlaufs zu beginnen, wo dieselben am einfachsten angeordnet sind.* Dieser fest bestimmte Punkt ist aber derjenige, wo die Nerven unmittelbar in der Form der so genannten *Nervenwurzeln* aus den Centralorganen hervortreten. Von da aus wollen wir die Leitungswege zuerst in die Peripherie des Körpers, dann in die Centralorgane hinein verfolgen.

Aus dem Rückenmark treten die Nervenwurzeln in zwei Längsreihen, einer hinteren und vorderen. Die hinteren Nervenwurzeln sind sensibel, ihre Reizung erzeugt Schmerz, ihre Durchschneidung macht die ihnen zugeordneten Strecken der Haut unempfindlich; die vorderen Nervenwurzeln sind motorisch, ihre Reizung bewirkt Muskelcontraction, ihre Durchschneidung Muskellähmung. Die Fasern der hintern Wurzeln leiten centripetal, nach ihrer Durchschneidung verursacht nur die Reizung des centralen Stumpfes Empfindung, nicht die des peripherischen; die Fasern der vordern Wurzeln leiten centrifugal, hier erzeugt Reizung des peripherischen Stumpfes Muskelzuckung, nicht die des centralen[1]).

Aus dieser von CARL BELL zuerst ausgesprochenen und daher unter dem Namen des *BELL'schen Satzes* bekannten Thatsache geht hervor,

---

1) Eine Ausnahme bildet die von MAGENDIE entdeckte, von BERNARD und SCHIFF bestätigte Erscheinung, dass der *peripherische* Stumpf der vordern Wurzel ebenfalls eine schwache Sensibilität zeigt, die aber verschwindet, sobald man die hintere Wurzel durchschneidet (SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie, I, S. 144). Wahrscheinlich beruht diese »rückläufige Sensibilität« darauf, dass die sensible Wurzel an die motorische oder an das die letztere bedeckende Neurilemm Fasern abgibt.

dass an der Ursprungsstelle der Nerven die sensibeln und die motorischen Leitungsbahnen vollständig von einander gesondert sind. Für die Hirnnerven gilt der nämliche Satz mit der Erweiterung, dass bei den meisten derselben diese Scheidung nicht bloss auf einer kurzen, nahe dem Ursprung gelegenen Strecke, sondern entweder während ihres ganzen Verlaufes oder doch auf einem längeren Theil ihrer Bahn erhalten bleibt[1]). Ihren Grund hat die Vereinigung der sensibeln und motorischen Wurzeln zu gemischten Nervenstämmen ohne Zweifel in der räumlichen Endausbreitung der Nervenfasern. Die Muskeln und die sie bedeckende Haut werden von gemeinsamen Nervenzweigen versorgt. Die Trennung der functionell geschiedenen Leitungsbahnen auf ihrem ganzen Verlaufe bleibt daher nur bei jenen Hirnnerven bestehen, deren Endigungen ihren Ursprungsorten beträchtlich genähert sind, während die Ursprungsorte selbst weiter auseinandertreten. Hier führt der getrennte Verlauf einfachere räumliche Verhältnisse mit sich als die anfängliche Vereinigung jener sensibeln und motorischen Fasern, die sich zu benachbarten Theilen begeben.

Wie der Ursprung, so richtet sich auch der weitere peripherische Verlauf der Nerven wesentlich nach den Bedingungen ihrer Verbreitung. Solche Fasern, die zu gemeinsam wirkenden Muskeln, oder die zu einander genäherten Theilen der Haut gehen, ordnen sich zusammen. Nachdem vordere und hintere Nervenwurzeln einen gemischten Nerven gebildet haben, gelangt daher letzterer nicht immer einfach und auf dem kürzesten Wege zu den Orten seiner Ausbreitung, sondern er tritt häufig mit andern Nerven in einen Faseraustausch. Auf diese Weise entstehen die so genannten Nervengeflechte (Plexus). Die Bedeutung derselben wird man wohl darin sehen müssen, dass die Nervenfasern bei ihrem Ursprung aus dem Centralorgan zwar vorläufig bereits so geordnet sind, wie es den Bedingungen ihrer peripherischen Verbreitung entspricht, dass aber diese Ordnung doch noch keine vollständige ist, sondern nachträglich ergänzt werden muss. Die Plexus treten desshalb vorzugsweise an denjenigen Stellen auf, an welchen sich Körpertheile befinden, die starker Nervenstämme bedürfen, wie die beiden Extremitätenpaare. Hier machen es schon die räumlichen Bedingungen des Ursprungs unmöglich, dass die Nerven genau so aus dem Rückenmark hervortreten, wie sie in der Peripherie sich verbreiten. Ausser dieser ergänzenden hat aber die Plexusbildung ohne Zweifel auch noch eine compensirende Bedeutung.

1) Rein sensibel sind nämlich Riech-, Seh- und Hörnerv, rein motorisch die Augenmuskelnerven, der Angesichts- und Zungenfleischnerv (Facialis, Hypoglossus), ähnlich den Rückenmarksnerven, d. h. nur nahe dem Ursprung unvermischt, sind der Trigeminus, Glossopharyngeus und der Vagus mit dem Accessorius, bloss bei den letzteren besitzt die sensible Wurzel ein Ganglion, das den eigentlichen Sinnesnerven fehlt.

Beim Ursprung aus den Centralorganen werden diejenigen Nervenfasern einander am meisten genähert sein, welche in functioneller Verbindung stehen. Diese letztere geht nun zwar häufig, aber durchaus nicht überall mit der räumlichen Ausbreitung zusammen. So vereinigen sich z. B. die Beuger des Ober- und Unterschenkels zu gemeinsamer Action: jene liegen aber an der Vorder-, diese an der Hinterseite des Gliedes und empfangen daher aus verschiedenen Nervenstämmen, jene vom Schenkel-, diese vom Hüftnerven, ihre Fäden. Haben nun die Nerven für die Beuger der ganzen Extremität, wie es höchst wahrscheinlich ist, einen benachbarten Ursprung, so müssen sie im Hüftgeflecht in jene nach verschiedenen Richtungen abgehenden Stämme sich ordnen. Wahrscheinlich kommt den einfacheren Verbindungen der Wurzelpaare mehr die ergänzende, den complicirteren Plexusbildungen mehr die compensirende Bedeutung zu.

Da die motorische Wurzel in die vordere, die sensible in die hintere Hälfte des Rückenmarks sich einsenkt, so liegt die Vermuthung nahe, dass im Innern dieses Centralorgans die Leitungsbahnen in der nämlichen Ordnung gesondert nach oben laufen. In der That wird dies im allgemeinen durch die physiologische Erfahrung bestätigt. Zugleich ergibt aber die letztere, dass schon im Rückenmark die einzelnen Fasersysteme sich mannigfach durchflechten. So zeigen die Erfolge der Trennung einer Markhälfte, dass nicht alle Leitungsbahnen auf der nämlichen Seite verbleiben, auf welcher die Nervenwurzeln in das Mark eintreten, sondern dass ein Theil derselben innerhalb des Rückenmarks von der rechten in die linke Hälfte übertritt und umgekehrt. Allerdings sind die Angaben verschiedener Beobachter über Art und Umfang der nach halbseitigen Durchschneidungen eintretenden Leitungsstörungen nicht völlig übereinstimmend [1]; auch bestehen offenbar nicht bei allen Thierclassen gleichförmige Verhältnisse. Sowohl die Versuche an Thieren wie pathologische Beobachtungen am Menschen gestatten aber keinen Zweifel, dass mindestens die sensorischen Fasern stets eine theilweise Kreuzung erfahren, da nach Trennung der einen Markhälfte auf keiner Körperseite eine vollständige Lähmung der Empfindung eintritt [2]. Variabler scheinen sich in dieser Beziehung die motorischen

---

1) Zur Geschichte dieser Controverse vergl. v. Bezold, Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 9, S. 307.

2) Obgleich in Bezug auf dieses Resultat alle Beobachter einverstanden sind, so hat es doch auch hier nicht an abweichenden Deutungen gefehlt. So fassen Chauveau (Journ. de la physiol. t. I, 1858, p. 176) und von Bezold (Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 9, S. 307) die Sensibilitätserscheinungen auf der Seite der Durchschneidung als Reflexe auf oder lassen wenigstens eine solche Deutung als möglich zu. Vgl. hierzu Schiff, Physiologie, I, S. 238. Eine totale Kreuzung der sensiblen Leitungsbahnen wurde ursprünglich von Brown-Séquard angenommen (Journ. de la physiol. I. 1858, p. 176); derselbe hat aber seine thatsächlichen Angaben später selber berichtigt (Lec-

Bahnen zu verhalten. Während die Versuche an Thieren ebenfalls auf eine partielle Kreuzung hinweisen, wobei aber immerhin sichtlich die grosse Mehrzahl der Fasern auf der gleichen Seite verbleibt[1]), pflegt man aus pathologischen Beobachtungen zu schliessen, dass im Rückenmark des Menschen die motorischen Bahnen völlig ungekreuzt verlaufen[2]). Wie theilweise zwischen den beiden Hälften des Rückenmarks, so finden sich übrigens innerhalb jeder dieser Hälften Verflechtungen der Fasern und Aenderungen ihrer Verlaufsrichtung. Zwar scheinen bei allen Wirbelthieren die Vorder- und Hinterstränge den entsprechend gelagerten Nervenwurzeln zu entsprechen, so dass in den ersteren nur motorische, in den letzteren nur sensorische Bahnen enthalten sind. Dagegen tritt in den Seitensträngen, wie Versuche an Thieren[3]) und die Verbreitung secundärer Degenerationen beim Menschen[4]) gleicher Weise zeigen, eine Vermischung beider Bahnen ein, in Folge deren ein Theil des motorischen Fasersystems bis an die Grenze des Hinterstrangs verschoben wird, wo Abzweigungen der sensorischen Bahn ihn von allen Seiten umfassen.

An den auf diese Weise eintretenden Verflechtungen der Fasersysteme ist wahrscheinlich die den Centralkanal umgebende graue Substanz wesentlich betheiligt, indem sie von bestimmten Richtungen her Fasern aufnimmt, um sie nach andern Richtungen wiederum abzugeben. Physiologische Thatsachen lassen vermuthen, dass die Fasern der Nervenwurzeln entweder sofort nach ihrem Eintritt in das Mark oder nach einem sehr kurzen Verlauf zunächst in Ganglienzellen endigen, um durch diese mit den weiter nach oben ziehenden centralen Fasern in Verbindung zu treten. Diese Annahme wird wahrscheinlich durch die veränderte Reizbarkeit, welche die Fasern der Rückenmarksstränge gegenüber denjenigen der peripherischen Nerven besitzen. Während nämlich die letzteren immer leicht und sicher durch mechanische oder elektrische Reize zur Erregung gebracht werden können, ist dies bei den Rückenmarksfasern nicht mehr der Fall, so dass ihnen von manchen Beobachtern überhaupt die Reizbarkeit abgesprochen wurde[5]). Ist dies auch zu weit gegangen, da sich

tures on the physiology and pathology of the central nervous system. London 1860. p. 85).

1) Brown-Séquard, Lectures p. 48. Vulpian, Leçons sur la physiologie du système nerveux. Paris 1866, p. 385.

2) W. Müller, Beiträge zur patholog. Anatomie und Physiologie des menschlichen Rückenmarks. Leipzig 1871, S. 3 f. Auch aus der bei apoplektischen Ergüssen im Gehirn zu beobachtenden Beschränkung der motorischen Lähmung auf die entgegengesetzte Körperseite erschliesst man einen ungekreuzten Verlauf. Vgl. jedoch unten S. 105 u. 112.

3) Ludwig und Woroschiloff, Berichte der sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Classe 1874, S. 296.

4) Flechsig, Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark. Leipzig 1878, S. 48 f. Ebend. Taf. VI, Fig. 2.)

5) van Deen, in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. Bd. 6. 1859. S. 279. Schiff, Lehrbuch der Physiol. I, S. 238.

entweder durch Summation der Reize oder unter Zuhülfenahme von Giften, welche die centrale Reizbarkeit erhöhen, wie z. B. von Strychnin, eine Erregung immer erzielen lässt, so deutet doch dieses veränderte Verhalten, welches sich überall an centralen Fasern vorfindet[1], mit ziemlicher Sicherheit auf die eingetretene Einschaltung grauer Substanz hin. Die letztere wird nun aber dadurch von grossem Einfluss auf die Leitungsvorgänge, dass sie eine von der Peripherie her eintretende Bahn offenbar nicht bloss mit einer einzigen, sondern mit vielen centralen Leitungsbahnen in Verbindung bringt, wobei zugleich die Widerstände, die sich auf den verschiedenen Wegen, auf denen sich eine Erregung ausbreiten kann, derselben entgegensetzen, von verschiedener Grösse sind. So kommt es, dass neben einer Hauptbahn, auf welcher unter normalen Verhältnissen die Erregungen von mässiger Stärke geleitet werden, stets noch Nebenbahnen zu unterscheiden sind, welche nur entweder bei grösserer Intensität der Reize oder in Folge erhöhter Reizbarkeit oder endlich in Folge des Ausfalls der Hauptbahn in Anspruch genommen werden. Diese Auffassung findet theils in gewissen Erscheinungen nach partiellen Durchschneidungen des Rückenmarks theils in der Beobachtung der später (in Cap. V) ausführlicher zu besprechenden Rückenmarksreflexe ihre Stütze. Werden an einer Stelle die weissen Markstränge sämmtlich durchschnitten, so dass nur eine schmale Brücke grauer Substanz übrig bleibt, so können immer noch Empfindungseindrücke und Bewegungsimpulse geleitet werden, nur müssen dieselben eine stärkere Intensität als gewöhnlich besitzen. Zugleich ist dieses Leitungsvermögen der grauen Substanz nicht an bestimmte Richtungen gebunden: die Vorderhörner leiten nöthigenfalls Empfindungsreize, die Hinterhörner motorische Erregungen[2]. Ebenso findet man, dass die Lähmungserscheinungen, die in Folge der Durchschneidung einer Partie der weissen Stränge eingetreten sind, nach kurzer Zeit wieder gehoben werden, ohne dass doch eine Verheilung der Durchschnittsstelle eingetreten wäre[3]. Die Erscheinungen der Reflexbewegung endlich beweisen, dass in dem Rückenmark die Reizungsvorgänge nicht, wie in einem gemischten Nervenstamm, einfach geleitet werden, sondern dass eine Uebertragung der Erregung von sensorischen auf motorische Bahnen stattfinden kann. Als Ort dieser Uebertragung ist wiederum die graue Substanz zu betrachten, da die vollständige Trennung derselben bei Erhaltung eines Theils der vordern und hintern Markstränge das Reflexvermögen aufhebt. Die Zweigleitung zwischen der sensibeln und motorischen Hauptbahn, auf welche die Reflexerscheinungen hinweisen, muss aber aus einer grossen

1) Vgl. Cap. VI.
2) Schiff, Physiologie I. S. 257, 282.
3) Ludwig und Woroschiloff a. a. O. S. 297.

Zahl von Leitungswegen bestehen, welche sämmtlich mit einander zusammenhängen. Denn mässige Reizung einer beschränkten Hautstelle zieht bei einem gewissen mittleren Grad der Erregbarkeit eine Reflexzuckung nur in derjenigen Muskelgruppe nach sich, welche von motorischen Wurzeln versorgt wird, die in der gleichen Höhe und auf derselben Seite wie die gereizten sensibeln Fasern entspringen. Steigert sich der Reiz oder die Reizbarkeit, so geht zunächst die Erregung auch auf die in gleicher Höhe abgehenden motorischen Wurzelfasern der andern Körperhälfte über, endlich, bei noch weiterer Steigerung, verbreitet sie sich mit wachsender Intensität zuerst nach oben und dann nach unten, so dass schliesslich die Muskulatur aller Körpertheile, die aus dem Rückenmark und verlängerten Mark ihre Nerven beziehen, in Mitleidenschaft gezogen wird[1]. Jede sensible Faser steht demnach durch eine Zweigleitung erster Ordnung mit den gleichseitig und in gleicher Höhe entspringenden motorischen Fasern, durch eine solche zweiter Ordnung mit den auf der entgegengesetzten Seite in gleicher Höhe austretenden, durch Zweigleitungen dritter Ordnung mit den höher oben abgehenden Fasern und endlich durch solche vierter Ordnung auch mit den weiter unten entspringenden in Verbindung.

Durch die Verflechtung der Fasern und namentlich durch die unbeschränkte Leitungsfähigkeit der grauen Substanz wird die Nachweisung der speciellen Leitungsbahnen, welche den einzelnen Provinzen der Haut und den verschiedenen Muskelgruppen zugeordnet sind, in hohem Grade erschwert, so dass unsere Kenntniss dieser Verhältnisse noch eine sehr mangelhafte ist. Die Empfindungsfasern scheinen die Regel einzuhalten, dass sie um so mehr nach vorn gelagert sind, je weiter die Hautprovinz, die von ihnen versorgt wird, von der Rückenmarksaxe entfernt ist: von den sensorischen Bahnen der Hinterbeine sind daher die des Oberschenkels am meisten nach hinten, die des Fusses am meisten nach vorn gelagert[2]. Ferner ist nachgewiesen, dass die sensorischen Fasern für die Hinterseite der unteren Extremität in den Seitensträngen verlaufen, wobei sie sich zum grösseren Theil kreuzen, zum kleineren Theil ungekreuzt bleiben[3]. Die motorischen Bahnen sind bis jetzt nur insoweit als sie in den Seitensträngen verlaufen näher erforscht: sie bleiben zum grössten Theil ungekreuzt, und zwar liegen diejenigen, welche dem Hinterbein vom Vorderkörper aus Reflexe zuleiten, in der vorderen Hälfte, diejenigen, welche die Erregung der coordinirten Bewegungen beim Gehen, Sitzen u. dgl. vermitteln, in einer das mittlere Drittheil des Quer-

1) Pflüger, Die sensorischen Functionen des Rückenmarks. Berlin 1853, S. 67 u. f.
2) Türck, Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. 6, 1851, S. 427.
3) Ludwig und Miescher, Bericht der sächs. Ges. der Wissensch. 1870, S. 404.

schnitts einnehmenden Region[1]). Im obern Theil der Seitenstränge sollen ausserdem die motorischen Bahnen der Athmungsmuskeln enthalten sein; doch ist es zweifelhaft, ob diese Angabe für sämmtliche Respirationsnerven zutrifft[2]).

Versucht man es von den gewonnenen physiologischen Resultaten ausgehend die Structur des Rückenmarks, wie sie sich namentlich auf mikroskopischen Querschnitten uns darbietet, zu deuten, so wird wenigstens im allgemeinen durch die Anordnung der Formelemente das physiologische Ergebniss begreiflich, dass in diesem Organ neben einer Hauptbahn immer noch zahlreiche Nebenbahnen bestimmte peripherische und centrale Endpunkte mit einander verbinden. Die Rolle der Hauptbahn wird den weissen Marksträngen (*l*, *m*, *n* Fig. 50) zukommen, zwischen denen und den abgehenden Nervenwurzeln nur eine kurze Lage von Ganglienzellen eingeschoben ist; Nebenleitungen aber werden in der mannigfaltigsten Weise durch das Zellen- und Fasernetz der grauen Centralmasse (*d*, *e*) vermittelt werden können. Aus den genannten drei Hauptsträngen des Marks sondern sich überdies zum Theil schon im Rückenmark deutlich einzelne Bündel aus, deren compacte Beschaffenheit vermuthen lässt, dass sie eine gesonderte functionelle Bedeutung besitzen. So scheidet sich namentlich im Halsmark der innerste, der Medianspalte anliegende Theil der weissen Hinterstränge von der übrigen Masse derselben: er führt den Namen der Goll'schen Stränge. Weiter als bis zu diesem Punkte allgemeiner Uebereinstimmung mit den physiologischen Verhältnissen gestatten uns jedoch unsere heutigen Kenntnisse über die Structur des Rückenmarks nicht zu gehen. Ueber den näheren Verlauf der Hauptbahnen geben uns die letzteren keinen Aufschluss. Ergänzend treten aber hier in gewissem Umfang entwicklungsgeschichtliche und pathologisch-anatomische Beobachtungen hinzu. Sie zeigen, dass jener Antheil der Seitenstränge, dem eine motorische Function zukommt, ungekreuzt in der hintern Hälfte dieser Stränge in einem Bündel verläuft, welches auf dem Querschnitt gesehen von aussen her in die graue Substanz des Hinterhornes (nach innen von *m*) vorspringt[3]). Ebenso verläuft, wie es scheint, der innerste Theil der motorischen Vorderstränge, welcher unmittelbar (bei *b*) die vordere Längsspalte begrenzt, ungekreuzt bis zum verlängerten Mark, wogegen die nach aussen von diesen gelegenen Vorderstrangbündel nur zum Theil ungekreuzt bleiben, zum Theil aber schon im Rückenmark auf die entgegengesetzte Seite treten. Derjenige Antheil des Seitenstrangs ferner, welcher das vorhin erwähnte motorische Seitenstrangbündel an

1) Ludwig und Woroschiloff, ebend. 1874, S. 248 f.
2) Schiff, Pflüger's Archiv, Bd. 4, S. 225.
3) Türck, Wiener Sitzungsber. Bd. VI, S. 304 f. Charcot a. a. O.

der Oberfläche des Marks (bei *m*) bedeckt, stellt wahrscheinlich eine ungekreuzt verlaufende sensorische Bahn dar, welche durch die untern Kleinhirnstiele nach dem kleinen Gehirn sich abzweigt[1]). Diese Thatsachen lassen vermuthen, dass sowohl die hintere Commissur (*h*), bei welcher besonders die physiologischen Erfahrungen hierauf hinweisen, wie auch die vordere (*f*) mindestens theilweise die Bedeutung einer wirklichen Kreuzung besitze, während ein weiterer Faseraustausch durch jenen allseitigen Zusammenhang der Zellenausläufer der grauen Substanz bedingt sein mag, welchen die Reflexleitung erfordert. Uebrigens durchsetzen wohl auch im ersten Fall die Fasern stets Ganglienzellen vor ihrer Kreuzung[2]). Zwischen den anatomischen Resultaten und der physiologischen Beobachtung besteht nur insofern ein scheinbarer Widerspruch, als nach den ersteren ein Theil der motorischen Bahnen der Vorderstränge eine Kreuzung erfährt, während die letztere lehrt, dass sich namentlich beim Menschen diejenigen Bahnen, in welchen die motorischen Willensimpulse geleitet werden, innerhalb des Rückenmarks nicht kreuzen. Dieser Widerspruch liesse sich aber durch die Annahme lösen, dass es motorische Bahnen im Rückenmark gebe, welche nicht der Leitung der Willensimpulse bestimmt seien, sondern welche die Leitung von Reflexbewegungen vermitteln, deren sensorische Centralpunkte sich in den höheren Centralorganen befinden. Die angegebenen Verhältnisse lassen also vermuthen, dass die centrifugale Leitung solcher Reflexe auf Wegen geschieht, die mit denen der Willenserregung nicht zusammenfallen, und

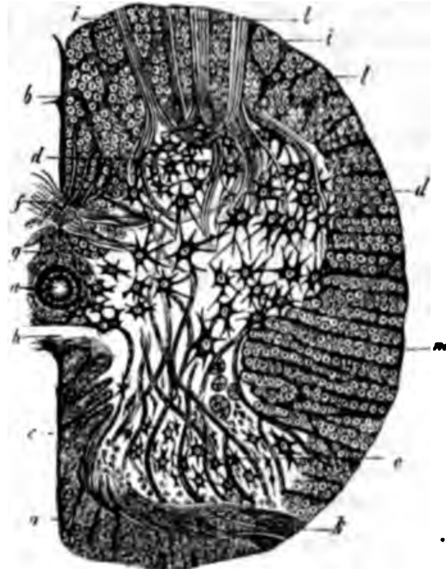


Fig. 50. Querdurchschnitt durch die untere Hälfte des menschlichen Rückenmarks, nach Deiters. (Die Ganglienzellen sind der Deutlichkeit wegen in vergrössertorem Massstabe als die übrigen Theile dargestellt.) *a* Centralkanal. *b* Vordere, *c* hintere Längsspalte. *d* Vorderhorn mit den grösseren Ganglienzellen. *e* Hinterhorn mit den kleineren Ganglienzellen. *f* Vordere Commissur. *h* Hintere Commissur. *g* Gelatinöse Substanz um den Centralkanal. *i* Vordere, *k* hintere Nervenwurzelbündel. *l* Vorderstrang. *m* Seitenstrang. *n* Hinterstrang.

1) Flechsig, Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark, S. 80 f.
2) Stilling, Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks, S. 60 f.

insbesondere würde hiernach die äussere Hälfte des Vorderstrangs als eine derartige Bahn aufzufassen sein, während die inneren Particen der nämlichen Stränge und der hintere motorische Theil der Seitenstränge zur Leitung der Willenserregungen bestimmt sind. Wie auf diese Weise die motorische Bahn in mehrere Zweige von gesondertem Verlauf und vielleicht von verschiedener functioneller Bedeutung sich trennt, so ist dies sichtlich auch mit der sensorischen der Fall: hier sondert sich von dem oben schon erwähnten Faserbündel, welches direct in die untern Kleinhirnstiele übergeht, ein zweites, das, theils aus den CLARK'schen Säulen (S. 52) theils aus der hintern Commissur hervorkommend, zu den GOLL'schen Strängen sich sammelt, um im verlängerten Mark in den Kernen der zarten Stränge (*fg* Fig. 27) zu endigen; dazu kommt endlich noch ein dritter Faserzug, welcher überwiegend die Fortsetzungen der hintern Wurzelfasern enthält und in die Kerne der keilförmigen Stränge (*fc* Fig. 27) sich einsenkt, um, wie wir unten sehen werden, von da aus durch das zonale Fasersystem mit den Oliven in Verbindung zu treten[1]). Welche functionelle Bedeutung diese Sonderung hat, darüber herrscht freilich hier noch grössere Unsicherheit als bei den Zweigen der motorischen Bahn[2]). Uebrigens ist es nicht unwahrscheinlich, dass überhaupt die Trennung verschiedener centrifugaler und centripetaler Bahnen im Rückenmark erst mit der Differenzirung der Centralorgane sich ausbildet. Hierauf weist von physiologischer Seite namentlich die Thatsache hin, dass bei den niederen Wirbelthieren, z. B. beim Frosche, die Willensimpulse ganz ebenso wie die motorischen Reflexerregungen auf Bahnen geleitet werden, die eine theilweise Kreuzung erfahren. Ebenso lässt in anatomischer Beziehung die Richtung, nach der die Zellenausläufer namentlich in dem einfacher gebauten Rückenmark der Fische gestellt sind, die Annahme plausibel erscheinen, dass die nämlichen Ganglienzellen, welche motorische Fasern an die Nervenwurzeln abgeben, durch aufsteigende Fortsätze eine Verbindung mit den höher gelegenen motorischen Centren und durch rückwärts gerichtete eine solche mit den sensibeln Leitungsbahnen vermitteln, dass also die Leitungsbahnen der Reflexe und der sensibeln und motorischen Erregungen hier nicht von einander geschieden sind[3]). In dem Rückenmark der höheren Wirbelthiere wird die graue Substanz reicher an Zellen, und die Fortsätze der letzteren nehmen wechselndere Richtungen an, so dass wohl im allgemeinen auf eine zunehmende Verwickelung der Leitungsbahnen geschlossen werden muss. Eine in ihrer physiologischen Bedeu-

1) FLECHSIG, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 309 f.

2) Vgl. hierüber im folgenden Capitel namentlich die Besprechung der Functionen der Hirnganglien und des Kleinhirns.

3) STIEDA, Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 18, Taf. I, Fig. 6.

tung noch nicht abzuschätzende Wichtigkeit hat endlich zweifelsohne die durch alle Wirbelthierclassen zu bestätigende Thatsache, dass die Zellen der Vorderhörner, welche die motorischen Wurzelfasern aufnehmen, in ihrer Mehrzahl von viel bedeutenderer Grösse sind als die Zellen der Hinterhörner, mit denen die sensorischen Fasern in Verbindung treten. Nur an jenen grossen motorischen Zellen lassen sich auch die früher (Fig. 12 *a*, S. 31) erwähnten Verschiedenheiten der Faserfortsätze mit Sicherheit nachweisen. Man vermuthet, dass aus den Axenfortsätzen die motorischen Wurzelfasern, aus den Protoplasmafortsätzen aber die centralwärts aufsteigenden sowie die zur Verbindung mit den Vorderhörnern bestimmten Fasern hervorgehen [1]. Hierbei lösen sich wahrscheinlich aber Fortsätze der letzteren Art zunächst in ein feines Fasernetz auf, welches überall die graue Centralmasse des Rückenmarks durchzieht, und aus welchem dann erst die Nervenfasern sich sammeln. Die Zellen der Hinterhörner stehen vielleicht nur vermittelst dieses Fasernetzes mit den ein- und austretenden Nervenfasern in Verbindung [2].

Die Sicherheit der auf Markdurchschneidungen gegründeten Schlüsse wird dadurch erheblich beeinträchtigt, dass bei denselben immer zugleich Reizungserscheinungen eintreten, durch welche das Bild der Leitungsstörung getrübt wird. Jede Verletzung des Rückenmarks bringt nämlich einen Zustand erhöhter Reizbarkeit hervor, der in der Regel auf diejenige Körperseite beschränkt bleibt, auf welcher die Verletzung stattfand, zuweilen aber auch auf die andere Seite übergreifen kann. Sind die sensibeln Bahnen von der Verletzung getroffen worden, so besteht die erhöhte Reizbarkeit in einer Hyperästhesie, welche in verstärkten Reflexen und Schmerzenszeichen auf Einwirkung von Reizen sich äussert. Wurden die motorischen Bahnen verletzt, so stellen leicht entweder anscheinend spontan oder auf Reizung sensibler Nerven länger dauernde Convulsionen sich ein. Eine solche Hyperkinesie pflegt nicht auf die Seite der Verletzung beschränkt zu bleiben, wie es in der Regel mit der Hyperästhesie der Fall ist [3]. Bei der letzteren tritt daher die verminderte Empfindlichkeit der entgegengesetzten Körperhälfte noch deutlicher hervor, während die Hyperkinesie auf einige Zeit die Lähmungssymptome überhaupt undeutlicher macht. Beide Veränderungen der Reizbarkeit müssen wohl, da sie nicht unmittelbar mit der eingetretenen Continuitätstrennung zusammenhängen, sondern sich erst einige Zeit nach derselben einstellen, im weiteren Verlauf aber wieder allmälig verschwinden, auf einen durch die Verletzung verursachten Reizungszustand zurückgeführt werden. Dabei ist die erhöhte Sensibilität wahrscheinlich desshalb mehr auf die Seite der Verletzung beschränkt, weil die Reizung vorzugsweise auf die Wurzelfasern der nämlichen Seite sich ausbreitet. Die Hyperkinesie

1) MAX SCHULTZE, STRICKER's Gewebelehre I, S. 122. GERLACH ebend. S. 682.

2) GERLACH a. a. O. S. 683.

3) Uebrigens hat SANDERS (Geleidingsbanen in het ruggemerg. Groningen 1866, p. 66) zuweilen auch eine vorübergehende Hyperästhesie auf der entgegengesetzten, gewöhnlich unempfindlicheren Seite beobachtet.

aber zeigt keine solche Beschränkung, da sie überhaupt nicht auf der Leitung zum Gehirn beruht, sondern im Rückenmark selbst zu Stande kommt, indem sich in den Markfasern oder in der grauen Substanz desselben ein Reizungszustand entwickelt, der als erhöhte Reflexerregbarkeit oder sogar als unmittelbare Erregung der motorischen Fasern sich äussert[1]. Der Zustand der Hyperkinesie scheint sich jedoch allmälig von der verletzten Stelle weiter auszubreiten. BROWN-SÉQUARD fand nämlich, dass bei Thieren, welche Verletzungen des Rückenmarks überlebten, nach einigen Wochen anscheinend spontan oder auf mässige sensible Reize allgemeine Convulsionen eintraten[2]. Da der Centralherd solcher Krämpfe, wie später gezeigt werden wird[3], in das Gebiet des verl. Marks und der Brücke fällt, so muss demnach in solchen Fällen die Veränderung der Reizbarkeit bis zu diesen Theilen emporgestiegen sein. Es ist begreiflich, dass die so alle partiellen Durchschneidungen oder andere pathologische Continuitätstrennungen begleitenden Veränderungen der Reizbarkeit die Beurtheilung der Leitungsstörungen erschweren; dies macht sich aber hauptsächlich bei der Leitung der Empfindungseindrücke geltend, da an den sensibeln Wurzelfasern der verletzten Seite der Zustand erhöhter Reizbarkeit vorzugsweise sich äussert. Das gewöhnliche Bild, welches halbseitige Durchschneidungen oder Verletzungen des Markes darbieten, ist daher: fast vollständige Lähmung der Muskeln und erhöhte Reizbarkeit der Haut auf der verletzten, geringere Bewegungsstörungen und verminderte Empfindlichkeit auf der entgegengesetzten Seite[4]. Hieraus kann nun zwar mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, dass die motorischen Bahnen grossentheils ungekreuzt nach oben gehen, ob aber die grössere Zahl der sensibeln Bahnen einen geradlinigen oder gekreuzten Verlauf nimmt. bleibt ungewiss. Denn hat die erhöhte Reizbarkeit ihren Sitz in den der ver-

---

1) Dass die Hyperästhesie nicht Folge der Trennung des Zusammenhangs sein könne, hat bereits SCHIFF (Lehrb. der Physiol. I, S. 274) gegen BROWN-SÉQUARD hervorgehoben. SCHIFF, der den Zustand daraus ableiten wollte, dass eine Reizung der Hinterstränge verändernd auf die graue Substanz wirke, vermochte aber die Einseitigkeit der Hyperästhesie nicht zu erklären. SANDERS beobachtete bei jungen Thieren, dass sich die Hyperästhesie sogar auf die vor der Durchschneidungsstelle abgehenden sensibeln Bahnen fortpflanzen kann; er führte sie daher auf eine Ausbreitung des Wundreizes zurück, welche je nach Umständen eine verschiedene Ausdehnung gewinnen könne (a. a. O. p. 151). Die Hyperästhesie ist, wie SCHIFF beobachtet und SANDERS bestätigt hat, nach blosser Durchschneidung der Hinterstränge stärker ausgebildet, als wenn gleichzeitig die graue Substanz verletzt ist. Wahrscheinlich hat dies darin seinen Grund, dass im letztern Fall gleichzeitig die Leitung bedeutend beeinträchtigt wird. Die Hyperkinesie ist bis jetzt so gut wie unerklärt geblieben (vgl. darüber SCHIFF a. a. O. S. 290). Man hat wohl bei der Beurtheilung dieses Zustandes allzusehr von der Analogie mit der Hyperästhesie sich bestimmen lassen. Es ist aber nicht zu übersehen, dass es sich bei der letzteren immer auch darum handelt, welche Wege für die Leitung der Empfindungseindrücke zum Gehirn offen stehen, während bei der Hyperkinesie die Reizung der motorischen Gebilde des Marks allein in Betracht kommt. Hieraus erklärt sich, wie oben angedeutet, leicht die unbestimmtere Ausbreitung dieses Zustandes.

2) BROWN-SÉQUARD, Arch. gén. de méd. 5me ser. t. VII, 1856, p. 14. Aehnliche epileptiforme Zufälle hat BROWN-SÉQUARD neuerdings sogar nach Verletzungen peripherischer Nerven (Gaz. méd. 1871, p. 6, 38) und WESTPHAL nach starken Gehirnerschütterungen bei Thieren beobachtet (Berliner klin. Wochenschr. S. 449).

3) Siehe Cap. V.

4) Pathologische Beobachtungen mit ähnlichem Resultat vgl. bei BROWN-SÉQUARD, Journal de la physiologie VI, p. 124, 232, 581, Archives de physiol. I, p. 610, II, p. 236, und W. MÜLLER, Beiträge zur pathologischen Anatomie und Physiologie des menschlichen Rückenmarks. Leipzig 1871, S. 3 u. f.

letzten Stelle (Fig. 51) benachbarten Wurzelfasern, so wird, sobald nur ein Theil der Bahnen (z. B. *b*) auf die andere Seite übertritt, die Empfindlichkeit in der peripherischen Ausbreitung dieser Wurzelfasern bei *A* vermehrt sein. Auf der entgegengesetzten Körperhälfte *B* aber, auf welche in der Regel die von der verletzten Stelle ausgehende Veränderung nicht übergreift, ist bloss jene Verminderung der Sensibilität bemerkbar, welche durch die Trennung der gekreuzten Fasern *b'* bewirkt ist[1].

Mit der geringen Reizbarkeit der centralen Nervenmasse, auf welche oben hingewiesen wurde, hängen wahrscheinlich eigenthümliche Erscheinungen zusammen, welche auf Verschiedenheiten der Empfindungsleitung bezogen werden können. Sobald nämlich die letztere in Folge einer Trennung der weissen Hinterstränge nur noch durch graue Substanz vermittelt wird, so sind im allgemeinen stärkere oder öfter wiederholte Reize erforderlich, wenn die Erregung durch die erhalten gebliebene Lücke sich fortpflanzen soll. Sobald aber die Erregung entstanden ist, pflegt sie an Intensität, Ausbreitung und Dauer ungewöhnlich stark zu sein. Ein entgegengesetzter Zustand scheint sich einzustellen, wenn die graue Substanz vollständig getrennt ist, so dass auf einer gewissen Strecke die Leitung nur durch die weissen Markstränge vermittelt werden kann. Sind auf diese Weise nur die weissen Hinterstränge erhalten geblieben, so ist die Reizbarkeit der unter der Trennungsstelle gelegenen Hauttheile gegenüber schwachen und mässig starken Eindrücken nicht verändert. Dagegen erreicht die Erregung schon bei einer mässigen Intensität des Eindrucks ihr Maximum, so dass eine weitere Steigerung der Reize keine verstärkten Zeichen der Sensibilität, also keine Symptome von Schmerz hervorbringt. Eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtet man ohne

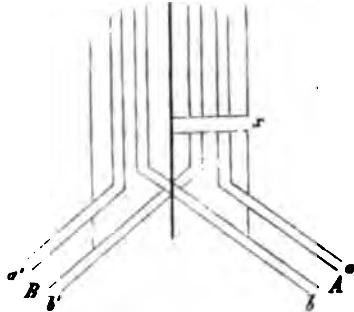


Fig. 51.

---

1) Die Empfindlichkeit bei *A* (Fig. 51) resultirt aus der Reizbarkeit der Faserbündel *a* und *b*, die von *B* aus der Reizbarkeit von *a'* und *b'*. Würde nun die Durchschneidung bei *x* nur eine Leitungsstörung nach sich ziehen, so müsste, falls z. B. ebenso viele Fasern gekreuzt wie ungekreuzt verliefen, auf beiden Seiten die Empfindlichkeit gleichmässig vermindert sein. Wird aber gleichzeitig in der Umgebung von *x* die Reizbarkeit der Wurzelfasern erhöht, so wird die Empfindlichkeit bei *A* grösser als bei *B* sein, weil in dem Bündel *b* die Erregung stärker als in *a'* ist. Ausserdem können *a* und *b'*, da sie zunächst in grauer Substanz endigen, Reflexbewegungen auslösen, die unabhängig von bewusster Empfindung stattfinden; auch diese müssen aber, theils weil sie überhaupt auf der gereizten Seite überwiegen, theils weil die von *x* ausgehende Veränderung vorzugsweise auf die Wurzelfasern einwirkt, bei *A* intensiver als bei *B* sein. Nun besitzen wir über den Grad der Reizbarkeitsveränderung gar keinen Aufschluss, wir können also auch nicht wissen, in welchem Umfang durch die Hyperästhesie in den Kreuzungsfasern und durch die Erhöhung der Reflexerregbarkeit die Symptome der Empfindungslähmung, welche die Trennung der rechtläufigen Fasern im Gefolge hat, verdeckt werden mogen. Hat die Verletzung längere Zeit bestanden, so verschwindet allerdings die Veränderung der Reizbarkeit, es stellen dann aber stets zugleich jene Compensationen der Leitung sich ein, welche wir unten kennen lernen werden, und welche allmälig einen Zustand herbeiführen, der mehr und mehr dem normalen sich nähert.

jede Verletzung des Rückenmarks nach der Einwirkung gewisser die centrale Substanz verändernder Stoffe, nämlich der Betäubungsmittel (Anaesthetica), wie Aether, Chloroform. In einem gewissen Stadium des Aether- und Chloroformrausches ist die Empfindlichkeit für Eindrücke von mässiger Stärke nicht merklich geändert, für heftigere Reize aber ist sie vermindert, so dass ein Zustand nicht der Empfindungslosigkeit, aber der Schmerzlosigkeit, der Analgesie, eintritt. Diese merkwürdigen Erscheinungen empfangen Licht, wenn wir sie mit den im allgemeinen über die Reizbarkeit der centralen Substanz ermittelten Thatsachen zusammenhalten. Insofern die weissen Stränge des Rückenmarks ihre veränderte Reizbarkeit erst dadurch gewinnen, dass sie graue Substanz durchsetzt haben, ist es begreiflich, dass die Veränderung um so bedeutender sich geltend machen wird, je mächtiger die Massen grauer Substanz sind, welche die Reizung passiren muss. Nun ist es klar, dass in dieser Beziehung erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Bahnen existiren werden, je nachdem diese unmittelbar nach ihrem Eintritt in die Vorder- oder Hinterhörner aus letzteren wieder hervorkommen und in den Marksträngen nach oben verlaufen oder in dem Zellennetz der grauen Hörner verschlungene Wege einschlagen, um gelegentlich höher oben oder weiter unten in die Markstränge einzutreten. Wenn alle Leitungsbahnen erhalten sind, wird bei Reizen von mässiger Stärke die Erregung im allgemeinen nur auf der einfachen Hauptbahn sich fortpflanzen, und erst bei stärkeren Reizen wird sie zugleich auch die Seitenbahnen, welche grössere Widerstände darbieten, ergreifen. Hierfür spricht schon die Thatsache, dass eine besondere Zweigbahn durch die graue Substanz, von der oben die Rede war, jene nämlich, welche von der sensorischen zu der motorischen Leitung überführt, und welche aus den sensibeln Eindrücken Reflexbewegungen erzeugt, ebenfalls erst bei stärkeren Reizen in Miterregung geräth. Ist dagegen die Hauptbahn unterbrochen, dadurch, dass die weissen Markstränge durchschnitten oder sonst unwegsam geworden sind, so muss natürlich die Reizung eine stärkere sein, wenn sie durch die verletzte Stelle sich fortpflanzen soll. Anders verhält es sich, wenn die Leitung durch die graue Centralmasse getrennt und nur die Leitung durch die weissen Stränge erhalten ist. Um die in diesem Fall hervortretenden Erfolge zu verstehen, müssen wir die weitere Eigenschaft der grauen Substanz beachten, dass sie Erregungen gleichsam in sich anzusammeln vermag, so dass sie erst auf oft wiederholte Reize, nun aber auch sogleich mit einer starken und anhaltenden Erregung antwortet. Bei wachsenden Reizen wird darum in der Hauptbahn verhältnissmässig früher der Grenzpunkt erreicht werden, wo die Erregung nicht mehr wachsen kann, während, wenn die Reizung grössere Strecken grauer Masse zu passiren hat, diese Maximalgrenze erst bei ein höheren Reizintensität erreicht wird, bei der dann aber auch der Effect der Erregung, die Empfindung oder Muskelzuckung, eine bedeutendere Intensität besitzt. Wieder liegt hierfür ein Zeugniss in dem Verhalten jener centralen Zweigleitung, welche die sensorischen mit den motorischen Bahnen verbindet. Auch die Reflexbewegung kann, bei Steigerung des Reizes oder der Reizbarkeit, zu einem Effect anwachsen, welcher bei der directen Erregung motorischer Nervenfasern nicht zu erreichen ist. Wir können uns demnach das Gesetz, nach welchem mit wachsendem Reize die Erregung zunimmt, für beide Formen der Nervensubstanz durch die Fig. 52 versinnlichen, in welcher die Erregungen als Ordinaten auf eine Abscissenlinie xx' bezogen sind, deren Längen den Reizgrössen entsprechen.

Die Curve *a b c* versinnlicht das Gesetz der Erregung für die weisse, die Curve *e f g* für die graue Substanz. Die letztere Curve verlässt erst bei einem höheren Reizwerthe die Abscissenlinie, steigt dafür aber zu einem höheren Maximum an. Hierin finden denn auch die auffallenden Erscheinungen der Analgesie ihre Erklärung. Sind alle Leitungsbahnen erhalten, so wird die Erregung, wie sie bei schwachen Reizen nur die Hauptbahn einschlägt, so umgekehrt bei den stärksten vorzugsweise auf den Seitenbahnen durch die graue Substanz geleitet, indem nur in dieser ein der Intensität des Reizes entsprechender Kräftevorrath disponibel ist. Wird aber die graue Centralmasse getrennt, so bleibt nur die schon bei einer weit geringeren Reizstärke erreichte Maximalerregung, welche auf der Hauptbahn geleitet werden kann, übrig. Auf diese Weise kann der Schein entstehen, als wenn für Tastreize und Schmerzreize getrennte Leitungsbahnen existirten, wie solches in der That von Schiff, der diese Erscheinungen zuerst beobachtete, angenommen wurde[1]). Ebenso macht die obige Theorie begreiflich, dass neben der Continuitätstrennung der grauen Substanz gerade solche Stoffe, welche lähmend auf dieselbe wirken und daher auch die Reflexerregbarkeit stark herabsetzen, die Anaesthetica, den Zustand der Analgesie herbeiführen können.

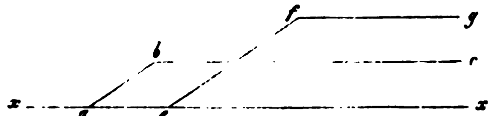


Fig. 52.

4. Leitung im verlängerten Mark.

Mit dem Uebergang des Rückenmarks in das verlängerte Mark nehmen die Schwierigkeiten zu, welche die Verfolgung der Leitungswege findet. Dies hat nicht bloss in der verwickelteren Structur, die zugleich einen verschlungeneren Verlauf der Bahnen mit sich führt, sondern auch darin seinen Grund, dass die Erfolge, die nach Trennungen des Zusammenhangs eintreten, sich nicht mehr als einfache Unterbrechungen der Leitung, sondern als complicirtere Störungen äussern. So wird, wenn die Fortsetzungen der motorischen Stränge getrennt werden, bald nur eine Aufhebung des Willenseinflusses sichtbar, während von unwillkürlich erregten Centren aus noch eine Innervation der Muskeln erfolgen kann, bald aber treten Störungen in der Combination der Bewegungen ein, wobei das richtige Mass der letzteren aufgehoben scheint. Störungen der sensibeln Leitung sind schon beim Rückenmark schwieriger zu erkennen, und diese Schwierigkeit vergrössert sich, je näher man dem Gehirn kommt, indem nun bei vollkommener Aufhebung der bewussten Empfindung immer complicirtere Reflexe ausgelöst werden, welche für den objectiven Beobachter von bewussten Reactionen schwer zu unterscheiden sind. Alle diese Ver-

1) Schiff, Physiologie I, S. 251 f. Vgl. hierzu Cap. IX.

änderungen haben offenbar darin ihre Ursache, dass die leitenden Fasern nun immer häufiger von Ansammlungen grauer Substanz, welche zugleich verschiedene Leitungsbahnen mit einander verbinden, unterbrochen werden. Bei jeder Trennung des Zusammenhangs ist daher der Einfluss, den die unter ihr unversehrt gebliebenen Centren noch ausüben, in Rechnung zu ziehen.

Verhältnissmässig am einfachsten gestaltet sich die Beantwortung der Frage, auf welcher Seite im verlängerten Mark und in den Hirnstielen die Leitungsbahnen verlaufen, ob und wo also dieselben noch weitere Kreuzungen, ausser den schon im Rückenmark stattgefundenen, erfahren. Pathologische Beobachtungen lehren, dass beim Menschen umfangreiche Gewebszerstörungen innerhalb einer Hemisphäre regelmässig vollständige motorische und sensible Lähmung auf der entgegengesetzten Körperhälfte bewirken, während auf der nämlichen Seite Bewegung und Empfindung erhalten bleiben. Bei den Vierfüssern ist die Lähmung auf der entgegengesetzten Seite in diesem Fall keine vollständige, während auf der nämlichen Spuren einer solchen zu finden sind. Man hat hieraus geschlossen, dass beim Menschen eine totale, bei den andern Säugethieren nur eine partielle Kreuzung stattfinde[1]. Aber diese Deutung ist sehr zweifelhaft. Erstens besitzen bei den niederen Säugethieren die in den Vier- und Sehhügeln gelegenen Centren, deren Fasern auch beim Menschen nur eine partielle Kreuzung erfahren, offenbar eine grössere Selbständigkeit[2]. Zweitens hat die Reizung der Fasermassen des Stabkranzes sowie gewisser Centralpunkte in der Grosshirnrinde bei allen Säugethieren eine gekreuzte Wirkung[3]. Es scheint demnach die Annahme gerechtfertigt, dass jene Unterschiede nur in dem functionellen Uebergewicht der verschiedenen Hirntheile, der Grosshirnlappen beim Menschen, der hinteren Hirnganglien bei den niederen Säugethieren, ihren Grund haben.

In Bezug auf die Orte, an denen der Faserübertritt geschieht, hat der physiologische Versuch folgendes ergeben. Die Kreuzung beginnt nach Schiff etwa an der Stelle, wo der Centralkanal sich zur Rautengrube eröffnet. Hier treten diejenigen Fasern auf die andere Seite, welche die Bewegung der Wirbelsäule und des Kopfes bewirken; weiter oben, nahe der Brücke, kreuzen sich dann die Bahnen für die Hinterextremitäten; an der Grenze der Brücke sollen die für die Bewegung der Wirbelsäule und des Kopfes bestimmten Fasern wieder eine Rückwärtskreuzung auf die ursprüngliche Seite erfahren, während in gleicher Höhe die Kreuzung für die Muskeln der Vorderextremitäten beginne[4]. Wahrscheinlich vollendet sich

1) Schiff, Lehrbuch der Physiologie I, S. 363.
2) Vgl. Cap. V.
3) Gliky, Eckhard's Beiträge zur Physiologie VIII, S. 183. S. unten Nr. 7.
4) Schiff, Lehrbuch der Physiologie I, S. 320.

die letztere während des Verlaufs durch die Brücke, denn in den Hirnschenkeln von der Grenze des Pons bis ungefähr zur Höhe des grauen Höckers sind nach AFANASIEFF die motorischen Bahnen für beide Extremitäten gekreuzt; die Fasern für die Rücken- und Halsmuskeln erfahren endlich in der Höhe des grauen Höckers ihre zweite und definitive Kreuzung, so dass von da an eine halbseitige Durchschneidung des Hirnschenkels Lähmung (Hemiplegie) der ganzen Muskulatur auf der entgegengesetzten Körperhälfte verursacht [1]. Die sensorischen Bahnen sollen nach SCHIFF sämmtlich während des Verlaufs durch die Brücke ihre Kreuzung erfahren, da halbseitige Trennung des verlängerten Marks im wesentlichen dieselben Erscheinungen nach sich ziehe wie halbseitige Durchschneidungen am Rückenmark, während in den Hirnschenkeln die vollständige Kreuzung bereits vollzogen sei [2].

Die Deutung aller dieser Ergebnisse ist übrigens zweifelhaft. Ein Schluss liesse sich auf dieselben nur gründen, wenn entweder die Voraussetzung, von der man meistens ausging, dass es nur e i n e motorische und sensorische Bahn nach dem Gehirn gebe, richtig wäre, oder wenn man die Sicherheit gewinnen könnte, dass sich die Versuche nur auf e i n e der Leitungen, die für jede peripherische Körperprovinz existiren, beziehen. Auch letzteres ist aber durchaus nicht der Fall. Im Gegentheil ist es wahrscheinlich, dass bald diese bald jene Faserstränge vorzugsweise durch den operativen Eingriff getroffen wurden.

Noch grösser sind die Schwierigkeiten, welche sich einer Ermittelung des näheren Verlaufs der einzelnen Bahnen entgegenstellen. Partielle Durchschneidungen scheinen zu lehren, dass die sensorischen Fasern im verlängerten Mark eine seitliche Lage annehmen [3]. Diese Lageänderung ist schon eine beträchtliche Strecke vor Eröffnung der Rautengrube bemerkbar, sie kann also nicht bloss in dem Auseinanderweichen der Markstränge an der Stelle der Rautengrube ihren Grund haben, sondern sie weist darauf hin, dass die hinteren Stränge des verlängerten Marks nicht unmittelbare Fortsetzungen der Hinterstränge des Rückenmarks sind. In der That wird dies durch die anatomische Untersuchung vollständig bestätigt, indem dieselbe zeigt, dass die strickförmigen Körper aus grauen

1) AFANASIEFF, Wiener med. Wochenschrift, 1870, No. 9 u. 10, S. 137 u. 153.

2) SCHIFF a. a. O. S. 304, 324. AFANASIEFF a. a. O. S. 153. Die angeführten Resultate gelten übrigens nur für Säugethiere. Bei Vögeln lässt sich zwar nachweisen, dass ebenfalls die Mehrzahl der Bahnen eine Kreuzung erfährt, wo aber letztere stattfindet, ist nicht ermittelt. Bei niederen Wirbelthieren scheint sogar der rechtläufige Weg vorzuwalten. Nach Wegnahme der einen Hemisphäre beim Frosch sah ich regelmässig auf der verletzten Seite die Kraft der Bewegung vermindert, dagegen die Reflexerregbarkeit vermehrt, letzteres ohne Zweifel wegen der in Cap. VI zu besprechenden Hemmung der Reflexe durch den Einfluss der höheren Nervencentren.

3) SCHIFF a. a. O. S. 301.

Massen der medulla oblongata erst ihren Ursprung nehmen, während die Hinterstränge theils aufhören, indem sie in andern grauen Massen ihr Ende finden, theils aber aus ihrer früheren Stelle zur Seite und in die Tiefe verdrängt werden. Ein ähnliches Resultat ergibt die Aufsuchung der motorischen Leitungsbahnen. Diese scheinen nur zum Theil in den Pyramiden, welche die Stelle der früheren Vorderstränge einnehmen, enthalten zu sein, da die Durchschneidung der zur Seite der Pyramiden die Olivenkerne einhüllenden Stränge, der Hülsenstränge, ebenfalls partielle Lähmungen nach sich zieht[1]). Auch hier zeigt die Anatomie den Grund dieses Verhaltens darin, dass die Fortsetzungen des grössten Theils der Vorderstränge durch die Pyramiden und durch die Oliven theils zur Seite theils in die Tiefe gedrängt werden. Das Verhalten der Leitungswege im verlängerten Mark ist demnach wesentlich an das Auftreten dieser beiden Gebilde geknüpft, deren Bedeutung wir daher vor allem erörtern müssen.

Die Pyramiden (Fig. 26 *p*) bilden ein Fasersystem, welches eine Kreuzung in der Mittellinie des verlängerten Marks erfährt und, wie schon die makroskopische Zergliederung nachweist, nach unten aus einem Theil der Seiten- und Vorderstränge hervorgeht, nach oben in den Fuss des Hirnschenkels sich fortsetzt. Der nähere Verlauf dieses Fasersystems ist durch die bei Zerstörungen seiner Gehirnendigungen in ihm eintretende absteigende Degeneration ziemlich vollständig ermittelt: es stellt die Fortsetzung jener Abzweigung der motorischen Bahn dar, welche im hintern Theil der Seitenstränge und an der innern Grenze der Vorderstränge im Rückenmark ungekreuzt verläuft, um nun an dieser Stelle eine Kreuzung zu erfahren, welche aber nur das Seitenstrang-, nicht das Vorderstrangbündel trifft, so dass nach geschehener Kreuzung jede Pyramide ein grösseres Faserbündel enthält, welches der entgegengesetzten, und ein kleineres, welches der gleichen Körperseite entspricht. Die centrale Fortsetzung dieser Bahn erfolgt, wie es scheint, bis zur Grosshirnrinde ohne jede Unterbrechung durch graue Substanz. Nachdem sie die Brücke durchsetzt hat (Fig. 26 S. 54), treten ihre Fasern in dem Fuss des Hirnschenkels in den Raum zwischen Linsenkern und Sehhügel, weiter oben zwischen Linsenkern und Schweif des Streifenhügels ein, um von diesen Stellen aus in den Stabkranz überzugehen, in welchem sie vornehmlich diejenigen Fasermassen bilden, welche in der Region der Centralwindungen und ihrer Umgebung endigen[2]) (*VC*, *HC* Fig. 48 S. 85).

---

1) Schiff ebend. S. 310.

2) Charcot, Leçons sur les localisations etc. p. 145 f. Flechsig, Ueber Systemerkrankungen S. 12 f. Einige Autoren unterscheiden ausser der motorischen eine obere feinbündelige oder sensorische Pyramidenkreuzung (Meynert, Stricker's Gewebelehre.

Ein Theil der auf diese Weise verhältnissmässig wohl umschriebenen Bahn dient, wie die nach Läsionen der Pyramiden und ihrer Fortsetzungen im Hirnschenkel eintretenden Lähmungen beweisen, jedenfalls der Willensleitung. Anscheinend im Widerspruch mit dem ungekreuzten Verlauf des Vorderstrangantheils der Pyramiden ist allerdings die Thatsache, dass halbseitige Gehirnerkrankungen beim Menschen stets eine vollständig gekreuzte Lähmung zur Folge haben, selbst wenn der Erkrankungsherd in der Brücke unmittelbar über der Kreuzungsstelle gelegen ist[1]. Hieraus kann aber offenbar nur gefolgert werden, dass eben die Vorderstrangbahn der Pyramiden nicht die Leitung des Willens, sondern anderer motorischer Erregungen vermittelt[2].

Die Oliven (*o* Fig. 26), welche zu beiden Seiten der Pyramiden als Erhabenheiten hervortreten, und die strickförmigen Körper (*pi* Fig. 27), welche hinten die Rautengrube begrenzen, stehen, wie die mikroskopische Untersuchung höchst wahrscheinlich macht, mit einander in directer Beziehung. Beide Gebilde, sowie das die ganze Oberfläche des verlängerten Marks umgürtende zonale Fasersystem (*g* ebend.) scheinen mit dem Auftreten des kleinen Gehirns zusammenzuhängen. Der gefaltete graue Kern der Oliven (*nd* Fig. 26, *O* Fig. 53) ist an seiner Aussenseite von zonalen Fasern (*Z*) bedeckt. Man nimmt an, dass diese auf der einen Seite in die strickförmigen Körper und deren Fortsetzungen, die Kleinhirnstiele (*MFC*), umbiegen, während sie anderseits zwischen Olive und Pyramide (bei XII) in das Mark eindringen und die Mittellinie überschreiten, um mit der Olive der entgegengesetzten Seite (bei *Oi*) in Verbindung zu treten. Eine der Olive ähnliche Bedeutung hat, wie man

S. 804). Da aber dieser Theil der Hinterstrangbahn, der sich, wie FLECHSIG gezeigt hat, unabhängig von den Pyramiden entwickelt, sowohl nach unten wie nach oben ganz andere Wege einschlägt, auf denen er durch graue Substanz unterbrochen wird, so muss er völlig von den eigentlichen Pyramiden getrennt werden. Der von MEYNERT angenommene continuirliche Zusammenhang des Hinterhauptlappens mit den Hintersträngen wird dadurch unhaltbar (FLECHSIG a. a. O. S. 105).

1) BROWN-SÉQUARD, Lectures p. 199. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten. Berlin 1879, S. 131.

2) Eine Kreuzung der Pyramidenvorderstrangbahn im Rückenmark nahm auf Grund seiner Untersuchung der absteigenden Degeneration TÜRCK an. Nach FLECHSIG gehören aber diese Kreuzungsfasern ausschliesslich zu dem Theil der Vorderstränge, welcher nicht in die Pyramidenbahn übergeht. Die functionelle Bedeutung des ungekreuzten Antheils der letzteren ist uns natürlich, abgesehen von dem negativen Satze, dass sie nicht der directen Willensleitung dienen können, unbekannt, und Vermuthungen, für die sich freilich keine Beweise beibringen lassen, haben hier einen freien Spielraum. So könnte man z. B. annehmen, jene ungekreuzte Bahn diene der Leitung solcher motorischer Erregungen, welche in Coordination mit den unmittelbar gewollten Bewegungen auf der entgegengesetzten Körperseite einzutreten pflegen. Hierdurch würde vielleicht auch die merkwürdige Beobachtung von FLECHSIG (a. a. O. S. 48 f.) verständlich, dass der relative Antheil der Vorderstränge an den Pyramidenbahnen grossen individuellen Schwankungen unterworfen ist, da sich derartige Mitbewegungen ebenfalls individuell sehr verschieden verhalten. Vgl. hierzu oben S. 105 die Bemerkungen über die Kreuzung im Rückenmark.

vermuthet, ein weiter oben gelegener Ganglienkern, die so genannte obere Olive[1]), deren Fasern aber grossentheils in den Kleinhirnstiel der nämlichen Seite eintreten sollen[2]). Weitere Fasern aus den untern Oliven treten zunächst in die zwischen ihnen gelegene Längsfaserschichte, um dann innerhalb des Pons in die Schleife des Hirnschenkels und mit dieser wahrscheinlich in die Vierhügel überzugehen[3]). Beide Oliven nehmen Fasern aus den Hintersträngen des Rückenmarks auf, daher diese mit dem Entstehen der Oliven und der strickförmigen Körper plötzlich ausserordentlich reducirt werden. Ihre spärlichen Reste liegen unmittelbar unter den Kleinhirnstielen, wo sie sich durch gelatinöse Substanz (*G*), welche offenbar die Fortsetzung der gelatinösen Substanz der Hinterhörner des Rückenmarks ist (*f.* Fig. 25. S. 54), verrathen. Die Verbindung der Hinterstränge mit den Oliven geschieht wohl durch Fasern, die theils in der Mittellinie (*R*) von hinten nach vorn ziehen, um dann den innersten Theil der Gürtelschichte *Z* zu bilden, aus welchem sie von aussen in den Olivenkern eintreten, theils durch andere, die einen mehr schrägen Verlauf nehmen und so die netzförmige Substanz, welche den Markkern einnimmt, bei *MFI* durchbrechen. Man vermuthet, dass die grauen Kerne, welche im obersten Theil der Hinterstränge, unmittelbar wo sich über den letzteren die Rautengrube eröffnet, gelegen sind, diese Umlenkung der Hinterstrangfasern aus der seitherigen verticalen in die transversale Richtung bewirken. Ein Theil der Fasern scheint ausserdem aus den Hinterstrangkernen direct nach dem kleinen Gehirn abgelenkt zu werden, ohne erst den Umweg über die Oliven zu nehmen. Somit zweigt sich die durch die Oliven und durch die graue Substanz der Hinterstränge zum Kleinhirn sowie zu einem kleinen Theil in die Vierhügel gehende Leitung von der sensorischen Leitungsbahn ab. Der Bedeutung des zum Kleinhirn aufsteigenden überwiegenden Antheils dieser Bahn würde es entsprechen, wenn sich die Vermuthung bestätigen sollte, dass mit ihr sowohl die Kerne des Hörnerven wie diejenigen des Trigeminus durch centralwärts verlaufende Fasern in Verbindung treten[4]). Abgesehen von

1) Sie ist beim Menschen vom unteren Ende der Brücke bedeckt; bei den Säugethieren, welche eine kürzere Brücke besitzen, bildet sie eine Anschwellung unter derselben, das corpus trapezoides.

2) Auf den Zusammenhang der Oliven mit den Kleinhirnstielen durch das zonale Fasersystem wurde von Deiters hingewiesen (Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark S. 264, 304). Dass diese Leitung, wenigstens zum grossen Theil, eine gekreuzte sei, hat ferner Meynert wahrscheinlich gemacht (a. a. O. S. 768).

3) Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 35, 337. Eine secundäre Degeneration der einen Olive und der ihr entsprechenden Hinterstrangbahn bei einem Krankheitsherd im Schleifenantheil des Pons ist von Kahler und Pick beobachtet (Beiträge zur Pathologie und pathologischen Anatomie des Centralnervensystems. Leipzig 1879, S. 179).

4) Meynert a. a. O. S. 777, 781. Vgl. auch Stilling, Untersuchungen über den Bau des Hirnknotens. Jena 1846, S. 124, 127.

diesen grossentheils durch die Oliven abgezweigten und gekreuzt verlaufenden Hinterstrangfasern nimmt das Kleinhirn ein spärlicheres Bündel aus dem Seitenstrang auf, welches ungekreuzt in den unteren Kleinhirnstiel der nämlichen Seite eintritt. Es bedeckt im Rückenmark als schmale Zone (bei *m* Fig. 50 S. 105) den Pyramidenseitenstrang von aussen und



Fig. 53. Querschnitt des verlängerten Marks vom Menschen in der Höhe der obersten Vaguswurzeln, nach MEYNERT. *P* Pyramide. *O* Olive. *Oi*, *Oe* Innere und äussere Nebenolive. *Z* Zonale Fasern, welche die Olive umgeben. *Am*, *As* Tiefer gelegene bogenförmige Fasern. *MFC* Aeussere, *SFC* innere Abtheilung des Kleinhirnstiels. *VIII* Fasern des Hörnerven. *X*, *X*¹ Vagusfasern. *X*² Vorderer Vaguskern. *X*³ Runde Erhabenheit mit dem hinteren Vaguskern. *X*⁴ Hintere Wurzelfasern des Vagus. *XII* Wurzelfasern des zwölften Hirnnerven (Hypoglossus). *R* Raphe. *MFJ* Vorderstrangreste. *MFE* Netzförmig durchbrochene Substanz und Seitenstrangreste. *G* Gelatinöse Substanz und Hinterstrangreste.

ist durch die sich in aufsteigender Richtung in ihm fortpflanzende Degeneration gekennzeichnet[1]. Diese Richtung des pathologischen Processes macht es sehr wahrscheinlich, dass dasselbe ebenfalls sensibeln Körpertheilen zugeordnet ist.

1) FLECHSIG, Ueber Systemerkrankungen, S. 30 und Taf. VI, Fig. 1, 2.

In Folge der Sammlung eines grossen Theils der motorischen Bahnen in den Pyramiden, der sensorischen in den Oliven und in der grauen Substanz der Hinterhörner werden die Leitungswege, welche direct aus dem Rückenmark zu dem grossen Gehirn aufsteigen, aus der Lage, die sie im Rückenmark einnehmen, verdrängt. Die motorischen Vorderstränge werden durch die Pyramiden zur Seite und nach hinten geschoben, ein Theil von ihnen bedeckt die Olivenkerne in der Form des so genannten Hülsenstrangs (hinter *XII* Fig. 53), ein anderer kommt hinter die Pyramiden zu liegen, wo er zu beiden Seiten der Mittellinie eine Schichte verticaler Fasern bildet, die sich bis gegen den grauen Boden des Centralkanals und der Rautengrube erstreckt (*MFJ*). Im Innern der runden Erhabenheiten sammelt sich ein Theil dieser Vorderstrangfasern zu einem compacten Bündel, dem hinteren Längsbündel, welches noch durch die ganze Brücke hindurch gesondert bleibt (*h l* Fig. 55)[1]. Von den Seitensträngen wurde bereits angegeben, dass sie jedenfalls zu einem grossen Theil in die Pyramiden übergehen. So weit dies nicht der Fall ist, nehmen sie nach aussen von den zur Seite der Raphe befindlichen Vorderstrangresten (bei *MFE*) ihre Lage, wo sie noch mehr als die letzteren durch die mit dem zonalen System zusammenhängenden Querfasern und durch eingestreute Ganglienzellen zerklüftet werden; ihre vordersten Antheile sollen in die äussersten Begrenzungsbündel der Oliven, den äusseren Theil des Hülsenstrangs, übergehen (Fig. 53 zwischen *Am* und dem Olivenkern)[2]. Von den Hintersträngen, so weit dieselben nicht die Bahn nach dem kleinen Gehirn einschlagen, wendet sich ein Theil nach vorn, um oberhalb der Pyramiden eine Kreuzung in der Medianlinie zu erfahren[3]; der Rest läuft wahrscheinlich nach aussen von den Seitenstrangresten, unmittelbar bedeckt von den Kleinhirnstielen (bei *G*), nach oben, er ist an der in ihn eingeschlossenen gelatinösen Substanz kenntlich, welche aus den Hinterhörnern des Rückenmarks hierher sich fortsetzt[4]. Abgesehen von diesen Theilen enthält aber das verlängerte Mark noch zahlreiche Faserzüge und eingestreute Massen grauer Substanz, deren Deutung bis jetzt gänzlich unmöglich ist. Wir können nur aus physiologischen Erfahrungen schliessen, dass, ähnlich wie im Rückenmark, so auch hier Verbindungswege zwischen den sensorischen und motorischen Bahnen sich finden werden, welche den wichtigen Reflexen, die vom verlängerten

---

1) Die Vermuthungen über die weiteren Schicksale und die Bedeutung dieses Bündels vgl. bei Forel, Archiv f. Psychiatrie VII, S. 117, 486.

2) Stilling, Ueber [illegible] Hirnknoten, S. 25, dazu Taf. I *d*, *e*. Vgl. auch Henle, S. 186 und Fig. 117.

3) Die sogen. obere (feinbündelige) Pyramidenkreuzung nach Meynert. (S. oben S. 114 Anm. 2.)

4) Stilling, Ueber den Bau des Hirnknotens. Taf. I *g*, *t*.

Mark ausgehen, dienen. Ausserdem müssen in diesem Organ besondere centrale Leitungen existiren, welche bei den zusammengesetzten automatischen Erregungen, die hier ihren Sitz haben, wie bei den Herz- und Athembewegungen, in Anspruch genommen werden[1]).

5. Leitungsbahnen des Kleinhirns.

Das Kleinhirn der Säugethiere enthält, wie früher bemerkt, graue Substanz in der Form von Ganglienkernen und als Rindenbeleg der ganzen Oberfläche (S. 58). Ueber die Beziehung der in das Kleinhirn ein- und aus ihm austretenden Fasern zu diesen grauen Massen ist nur weniges ermittelt. (Vergl. Fig. 27 S. 55). Die Fasern der strickförmigen Körper verlieren sich, indem sie um den gezahnten Kern, namentlich an seinem vordern Rand, umbiegen und dann, ohne, wie es scheint, mit der grauen Substanz desselben in Verbindung zu treten, von seiner obern Fläche gegen die Rinde ausstrahlen, um in derselben zu endigen. Aus der Rinde gehen sodann transversale Fasern hervor, welche die mehr longitudinalen Ausstrahlungen des Strickkörpers kreuzen, um sich zu den mächtigen Brückenarmen zu sammeln. Aus dem Innern der gezahnten Kerne kommen endlich diejenigen Bündel, welche in die Fortsätze des Kleinhirns zum grossen übergehen; eine Faserverbindung zwischen dem gezahnten Kern und der Rinde ist nicht nachgewiesen, doch wird man eine solche immerhin als wahrscheinlich betrachten können, sie würde mit den Ausstrahlungen der Strickkörper und der Brückenarme die äusseren Theile des Marks einnehmen, während die innersten von den Fortsätzen zum grossen Gehirn gebildet werden[2]). Demnach endigen die durch die untern Kleinhirnstiele aus dem verlängerten Mark zugeleiteten Fasern wahrscheinlich sämmtlich in der Rinde, von der letzteren gehen aber sodann zwei Systeme von Fasern aus: das erste geht direct in die Brückenarme über, das zweite scheint zunächst die Rinde mit dem gezahnten Kern zu verbinden, worauf aus dem letzteren die vertical aufsteigenden Fasern der oberen Kleinhirnstiele oder Bindearme entstehen. Diese treten mit den Fortsetzungen der Rückenmarksstränge nach oben, wobei sie convergiren, so dass sie nach vorn vom oberen Ende der Brücke die Mittellinie erreichen und eine Kreuzung eingehen. Neben dem dergestalt in zwei Abtheilungen zerfallenden System der zu- und abführenden Fasern finden

---

1) Vgl. hierüber Cap. V.

2) HENLE, Nervenlehre, S. 236. Der unterste Theil des Strickkörpers nimmt jedoch nach MEYNERT einen von dem übrigen abweichenden Verlauf, indem er unter allen Markbündeln am meisten nach innen zu liegen kommt und in dem STILLING'schen Dachkern endigt. (MEYNERT a. a. O. S. 797.)

sich dann noch weitere Faserstrahlungen, welche augenscheinlich theils entferntere, theils nähere Rindengebiete mit einander verbinden: die ersteren treten zum Theil in dem Wurm von der einen auf die andere Seite.

Der weitere Verlauf der aus dem kleinen in das grosse Gehirn überführenden Bahnen, den wir hier sogleich anschliessen wollen, ist ebenfalls nur unvollkommen aufgehellt. Die in den Brückenarmen weitergeführte Bahn scheint zunächst im vordern Theil der Brücke in grauen Massen zu endigen, aus welchen neue vertical aufsteigende Fasern hervorkommen, die in dem Fuss des Hirnschenkels verlaufen und zum Theil in die vorderen Hirnganglien, die Linsenkerne und Streifenhügel, verfolgt werden können; einzelne Züge gehen möglicherweise auch direct zu den vorderen Theilen der Grosshirnrinde. Die in den oberen Kleinhirnstielen oder Bindearmen gesammelten Fasern schliessen sich der Haube des Hirnschenkels an und scheinen in dem rothen Kern der Haube (*hb* Fig. 35) ihr nächstes Ende zu finden. Ihr weiterer Verlauf von da aus ist nicht sicher nachzuweisen. Die Lage des rothen Kerns sowie der Zug einzelner ihn zunächst umgebender Markbündel rechtfertigen die Vermuthung, dass dieses Ganglion zum Theil mit dem Sehhügel in Zusammenhang stehe. Man vermuthet daher, dass die Fasern der Bindearme theils im Sehhügel ausstrahlen, theils in die innere Kapsel des Linsenkerns übergehen und von da im Stabkranz zur Grosshirnrinde gelangen [1]). Das den Bindearmen im Anfang ihres Verlaufs sich anschliessende obere Marksegel (*vm* Fig. 27) ergänzt wahrscheinlich die Verbindungen des Kleinhirns mit den Hirnganglien, indem es eine Leitung zu den Vierhügeln herstellt [2]).

Nach diesen Resultaten der anatomischen Untersuchung, welcher die physiologischen Untersuchungsmethoden bis jetzt leider fast noch gar nicht zu Hülfe kommen, findet sich in dem Kleinhirn ein sehr verwickelter Zusammenfluss von Leitungsbahnen. Fassen wir die letzteren als eine Zweigleitung auf, die in die directe, unmittelbar durch medulla oblongata und Pons vermittelte Leitung zwischen Rückenmark und Gehirn eingeschaltet ist, so ist der untere Zweig dieser Seitenbahn der verhältnissmässig bekanntere: er führt sensorische Fasern aus dem Hinter- und Seitenstrang, zu denen kein irgend nachweisbarer Antheil motorischer Fasern hinzukommt. Der obere Zweig dagegen scheint, vermöge der überwiegenden Masse der Brückenarme, hauptsächlich mit den vorderen Hirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) in Verbindung zu stehen, von denen wir unten sehen werden, dass sich in ihnen motorische Bahnen vereinigen.

1) Forel, Archiv f. Psychiatrie. VII, S. 425.

2) Demnach führen die Bindearme den ihnen noch häufig beigelegten Namen »processus ad corpp. quadrigemina« mit Unrecht. Vgl. Meynert a. a. O. S. 757.

Daneben vollzieht sich aber durch die Bindearme und das obere Marksegel eine Verbindung mit den hinteren Hirnganglien (Thalamus und Vierhügel), in denen sich jedenfalls sensorische und motorische Bahnen begegnen. Ob und in welchem Umfange ausserdem directe Leitungen zur Grosshirnrinde bestehen, ist ungewiss. Nach allem dem ist nicht daran zu zweifeln, dass in den grauen Massen des Kleinhirns Fasersysteme von verschiedener functioneller Bedeutung sich begegnen, und dass insbesondere in demselben sensorische Bahnen mit solchen Apparaten des Grosshirns in leitende Verbindung gesetzt werden, in denen entweder zahlreiche motorische Bahnen zu coordinirter Action verbunden sind, oder die, insofern sie gleich der grauen Substanz des Rückenmarks Fasern verschiedener Function in sich aufnehmen, vermuthlich die Bedeutung complicirter Reflexcentren besitzen.

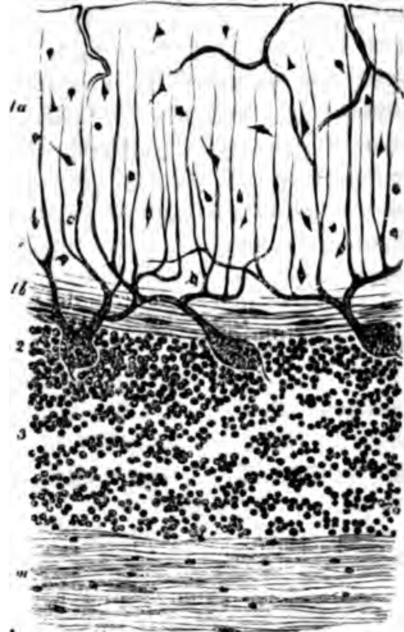


Fig. 54. Querschnitt aus der Rinde des menschlichen Kleinhirns, nach Meynert. 1 a Aeusserer Theil der grauen Schichte. 1 b Innerer Theil derselben mit Spindelzellen und Fasern. 2 Schichte der Purkinje'schen Zellen. 3 Körnerschichte. m Markleiste.

Eine gewisse Stütze findet diese freilich noch sehr unbestimmte Anschauung über die verschiedene functionelle Bedeutung der Leitungen, die sich im Kleinhirn begegnen, in der *Structur der Kleinhirnrinde*. Die letztere, aus einer äusseren rein grauen und einer inneren rostbraunen Schichte, welche durch eine hellere Zwischenschichte von einander getrennt sind, bestehend, wird in ihrer äusseren Schichte durch eine feinkörnige Neuroglia gebildet, in der nur wenige grössere Körner zerstreut vorkommen (Fig. 54, *1 a*); der innerste Theil dieser Neurogliaschichte hat eine quergefaserte Structur und enthält zahlreiche, ebenfalls quer gestellte spindelförmige Zellen (*1 b*). In der innern Schichte dagegen finden sich dicht gedrängt rundliche Zellen von der Grösse und Beschaffenheit der Lymphkörper, deren Bedeutung noch unsicher ist (3)[1]. Durch einen hellen Saum, der aus feinen Querfibrillen mit nur wenigen

---

1) Vgl. hierüber Gerlach, Mikroskopische Studien. Erlangen 1858, S. 8. Hadlich, Archiv f. mikroskop. Anat. VI, S. 201. Henle und Merkel, Ztschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 34, S. 49. Boll, Archiv f. Psychiatrie IV, S. 77.

eingestreuten Körnern besteht, die Markleiste (*m*), wird diese Schichte von dem Kleinhirnmark geschieden. In der hellen Grenzschichte zwischen der grauen Neuroglia und der braunen Körnerlage finden sich nun in einer Reihe als charakteristische Formelemente der Kleinhirnrinde eigenthümliche Nervenzellen, die Purkinje'schen Zellen, ausgebreitet (2). Dieselben sind in auffallender Weise bipolar gestaltet. Ihr gegen die Oberfläche der Rinde gekehrtes Ende trägt nämlich einen mächtigen, ästig verzweigten Fortsatz, aus welchem breite sich vielfach theilende Fasern hervorkommen, die gegen die graue Rindenschichte hin verlaufen und mit ihren feinsten Ausläufern noch in dieselbe eindringen. Das nach innen gegen den Markkern des Kleinhirns gekehrte Ende jener Zellen dagegen verjüngt sich plötzlich zu einem feinen Fortsatz, der in eine einzige schmale Nervenfaser übergeht. Es ist nicht zu verkennen, dass die Zelle an der Seite, wo sie den breiten, verzweigten Fortsatz entsendet, einer der grossen Zellen aus den Vorderhörnern des Rückenmarks ähnlich sieht, während das innere schmal zugespitzte Ende mehr einer Zelle aus der grauen Substanz der Hinterhörner oder aus den Spinalganglien zu entsprechen scheint. Sollten die Zellen der Kleinhirnrinde selbst die Stätten einer Verbindung von Fasern verschiedener Function sein, so könnte man daher vermuthen, dass der innere Pol die von der Peripherie zugeführte sensorische Faser aufnehme, der äussere aber Fasern entsende, welche, nachdem sie sich verästelnd der Oberfläche der Rinde nahe gekommen sind, umkehren, um sich sodann in den Brückenarmen zu sammeln [1]).

6. Leitungssysteme der Hirnschenkel und Hirnganglien.

Mit den in den mittleren und oberen Kleinhirnstielen das kleine mit dem grossen Gehirn verbindenden Fasern treffen die direct nach oben laufenden Fortsetzungen der Rückenmarksstränge in der Hirnbrücke zusammen. Diese ist keine Quercommissur zwischen den beiden Kleinhirnhälften, was sie nach dem äussern Anblick zu sein scheint; die wirklichen Commissurenfasern bleiben vielmehr innerhalb des Kleinhirnmarks, indem sie, wie wir oben gesehen, durch den Wurm hindurchtreten. Eine wichtige Bedeutung der Brücke besteht aber wohl darin, dass die aus

---

1) Dabei ist freilich die Umbeugung der äussern Zellenfortsätze noch bestritten. Hadlich (Archiv f. mikrosk. Anatomie VI, S. 196) und Obersteiner (Allg. Ztschr. f. Psychiatrie 1870, S. 94) stellen eine solche dar. Henle hält die Umbeugungsfasern für Stützfasern des Bindegewebes (Nervenlehre, S. 233). Der innere Fortsatz der Purkinje-schen Zellen geht, wie Koschewnikoff (Archiv f. mikrosk. Anatomie V, S. 332) gefunden hat, unmittelbar in eine markhaltige Nervenfaser über: er hat somit ganz die Eigenschaft eines Axenfortsatzes; der äussere löst sich nach Boll in ein in der Körnerschichte gelegenes nervöses Fasernetz auf, aus welchem dann erst stärkere Nervenfasern entspringen. (Boll a. a. O. S. 71.)

dem kleinen Gehirn ihr zugeleiteten Fasern in ihre grauen Massen eintreten, worauf aus diesen neue vertical aufsteigende Fasern hervorgehen, welche sich dem Hirnschenkel beigesellen. Die in der Mittellinie (bei *R* Fig. 55) von der einen zur andern Seite herübertretenden Fasern sind wahrscheinlich der Hauptmasse nach Kreuzungsfasern, welche theils den directen Fortsetzungen der Rückenmarksstränge durch die Brücke theils den Brückenarmen des Kleinhirns angehören, denn was die ersteren betrifft, so haben uns physiologische Thatsachen belehrt, dass ein grosser Theil der Bahnen in der Brücke auf die entgegengesetzte Seite tritt (S. 112); die Kreuzung der Brückenarme aber wird durch pathologische Beobachtungen wahrscheinlich, welche eine functionelle Verbindung je einer Kleinhirnhälfte mit der entgegengesetzten Grosshirnhemisphäre annehmen lassen: Atrophie eines Grosshirnlappens pflegt nämlich von einem Schwund der ungleichseitigen Kleinhirnhälfte begleitet oder gefolgt zu sein[1]. Wie die Fasern der Brückenarme wahrscheinlich alle in Internodien grauer Substanz eintreten, bevor sie in die verticale Bahn umbiegen, so sind auch in die unmittelbar aufsteigenden oberen Kleinhirnstiele (*ba*) kleinere graue Kerne eingestreut, bis jene endlich nach eingetretener Kreuzung in den im oberen Theil des Hirnschenkels gelegenen rothen Kernen ihr Ende finden. Auf diese Weise, durch Sammlung der von unten aufsteigenden Rückenmarksstränge sowie der seitlich und von oben herantretenden Fortsätze aus dem kleinen Gehirn, constituirt sich innerhalb der Brücke jener ganze Faserzug, welcher die tiefer gelegenen Nervencentren mit den Gebilden des Grosshirns verbindet, der Hirnschenkel. Nebenbei ist aber die Brücke noch durchsetzt von den Wurzelbündeln einiger höher oben entspringender Hirnnerven, deren Ursprungskerne theils auf dem grauen Boden des obersten Theils der Rautengrube, theils in der Nähe der den Centralkanal fortsetzenden Sylvischen Wasserleitung gelegen sind[2].

In Folge seiner Zerklüftung durch graue Substanz und durch die Querfasern der Brückenarme zerfällt der Hirnschenkel in jene drei Abtheilungen, welche schon die gröbere Zerlegung des Gehirns unterscheidet: den Fuss, die Haube und die Schleife (S. 59). Zwar stellt keine dieser Abtheilungen eine vollständige functionelle Einheit dar; vielmehr sind namentlich in den beiden erstgenannten sehr verschiedenartige Leitungsbahnen zusammengefasst, immerhin scheint jener Dreitheilung des Hirnschenkels eine erste, freilich noch rohe Sonderung der zahlreichen Leitungs-

---

1) MEYNERT a. a. O. S. 759.

2) Diese Nerven, deren Ursprungsgebiet der Brücke angehört, sind Facialis, Abducens und mittlere Wurzel des Quintus. Der Trochlearis entspringt mit dem Oculomotorius erst nach vorn von der Brücke, seine Fasern wenden sich aber nach rückwärts und durchkreuzen in der Höhe der Brücke das Dach der Sylvischen Wasserleitung (Fig. 55 *T*).

systeme, welche der Hirnschenkel in sich fasst, einigermassen zu entsprechen. So wird der untere Theil oder **Fuss** des Hirnschenkels (p—p' Fig. 55) vorwiegend durch die Fortsetzungen der Pyramiden, der Vorderstrangreste und der Brückenarme gebildet. Nur der äusserste Theil desselben führt jene Fortsetzung aus den Hintersträngen, welche sich im verlängerten Mark nach vorn wendet, um sich oberhalb der Pyramidenkreuzung ebenfalls in der Mittellinie zu kreuzen (S. 118). Die substantia nigra SÖMMERING's, die den Fuss von der Haube trennt, scheint ein Ganglienkern zu sein, der dem Fuss angehört, indem letzterer durch Fasern, welche aus dieser Substanz hervorkommen, einen weiteren Zuwachs erfährt. Der darüber gelegene Theil, die **Haube** (v'—hl) des Hirnschenkels, wird durch die Seiten- und Hinterstrangreste (*MFE* und *G* Fig. 53) und vielleicht durch einen Theil der benachbarten Vorderstrangreste gebildet, wozu sich im weiteren Verlauf noch die oberen Kleinhirnstiele hinzugesellen. Aus der Fortsetzung der Hülsenstränge endlich, also wiederum aus einem Theil der Vorderstränge, geht die den übrigen Hirnschenkel oben und aussen bedeckende **Schleife** (sl—sl') hervor. Diesen Ursprungsverhältnissen gemäss ist der Fuss derjenige Theil des Hirnschenkels, welcher, insoweit er direct aus dem Rückenmark stammt, jedenfalls seiner überwiegenden Masse nach motorische Bahnen zum grossen Gehirn führt; die Haube ist gemischten Ursprungs, und die Schleife scheint wiederum

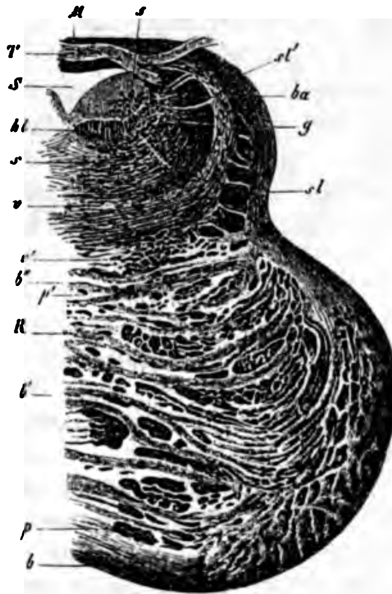


Fig. 55. Querschnitt durch die menschliche Brücke in der Höhe der Trochleariswurzel, nach STILLING. *M* Oberes Marksegel. *T* Trochleariswurzel. *S* Sylvische Wasserleitung. *5* Ursprungszellen des fünften Hirnnerven in dem grauen Boden der Wasserleitung. *hl*, *v*, *v'*, *sl* Fortsetzungen der Vorderstränge. *hl* Hinteres Längsbündel. *v* Mittlere Vorderstrangreste zu beiden Seiten der Raphe. *v'* Vordere an die Schleife grenzende Vorderstrangreste. *sl* Schleife, Fortsetzung der die Oliven umgebenden Vorderstrangabtheilungen (Hülsenstränge). *sl'* Uebergang der Schleifenfasern in das Dach der Sylvischen Wasserleitung. *s* Seitenstrangreste und netzförmig durchbrochene Substanz. *g* Gelatinöse Substanz und Fortsetzungen der Hinterstränge. *ba* Obere Kleinhirnstiele (Bindearme). *R* Raphe. *b* Oberflächliche, *b'* mittlere und *b''* tiefe Querfasern der Brücke. *p* bis *p'* Fortsetzungen der Pyramidenstränge, vermischt mit grauer Substanz und den aus der letzteren hervorgehenden aufsteigenden Fortsetzungen der Brückenarme oder mittleren Kleinhirnstiele. Die aufsteigenden Fasern *p* bis *p'* bilden den Hirnschenkelfuss, *v'* bis *hl* die Hirnschenkelhaube.

die Fortsetzung eines Theils der motorischen Hauptbahn zu sein. Ueberall treten nunmehr zu diesen directen Fortsetzungen der Rückenmarkssysteme die Leitungen aus dem Kleinhirn hinzu, welche offenbar keiner jener beiden Hauptrichtungen der Leitung, sondern der Classe der intracentralen Bahnen zugerechnet werden müssen. Hauptsächlich der Hinzutritt der letzteren bedingt eine so verwickelte Verflechtung der Fasersysteme des Hirnschenkels, dass die weitere Verfolgung derselben zu den Hirnganglien und in das Mark des Stabkranzes eine äusserst schwierige Aufgabe wird. Wir wollen, indem wir die einigermassen sichergestellten Thatsachen zusammenfassen, hierbei soviel als möglich diejenige Ordnung einhalten, in welcher die Theile des Hirnschenkels von unten nach oben ihr centrales Ende finden.

Beginnen wir demnach die weitere Verfolgung der Leitungswege mit dem obersten Theil des Hirnschenkels, mit der Schleife (*sl* Fig. 55), so lehrt schon die makroskopische Verfolgung ihrer Fasern, dass sie mindestens zu ihrem grössten Theile in die unmittelbar auf ihnen ruhenden Vierhügel übergehen. Einerseits scheinen die Schleifenfasern in den grauen Kernen der Vierhügel zu endigen, anderseits scheinen aus den letzteren neue Fasern hervorzukommen, die nach der Mittellinie verlaufen, im Dach der Sylvischen Wasserleitung mit den von der andern Seite herüberkommenden Fasern sich kreuzen und dann in den Marküberzug des entgegengesetzten Hügels ausstrahlen, aus welchem sie direct in den zum Sehhügel reichenden Vierhügelarm übergehen (Fig. 27 S. 55). Aus den Vierhügelarmen treten die Fasern in die beiden Kniehöcker, den äusseren und inneren über. Auf der andern Seite kommen dann aus den grauen Kernen der Kniehöcker Fasern hervor, die sich zum Sehnerven sammeln (*k* Fig. 26). Vermittelst der grauen Kerne der Kniehöcker stehen demnach die Vierhügel, namentlich das vordere Paar, mit den Sehnervenfasern in Verbindung. Letztere Verbindung wird durch das Chiasma der Sehnerven zu einer total oder partiell gekreuzten. Nach dem Ergebniss physiologischer Versuche bei Thieren scheint die Kreuzung nur dann eine totale zu sein, wenn die Gesichtsfelder beider Augen vollständig von einander getrennt sind; im entgegengesetzten Fall ist sie eine partielle, und zwar nähert sich das Verhältniss der gekreuzten und ungekreuzten Fasern um so mehr der Halbirung, je grösser das gemeinsame Gesichtsfeld ist. Bei Thieren hat daher die Zerstörung eines Vierhügels entweder völlige oder fast völlige Erblindung des Auges der entgegengesetzten Seite zur Folge, und der Verlust eines Auges zieht nach längerer Zeit Atrophie des gegenüberliegenden vorderen Vierhügels sowie des zu ihm gehörigen tractus opticus vom Chiasma an nach sich[1]). Beim Menschen, bei welchem

1) GUDDEN, Arch. f. Ophthalmologie XX, 2. S. 249, XXI, 3. S. 199, XXV, 1. S. 1.

das gemeinsame Gesichtsfeld am meisten ausgebildet ist, pflegt sich die Atrophie gleichmässig auf beide Sehnerven und Sehstreifen zu vertheilen. Die Zerfaserung des Chiasma zeigt, dass die äussersten Fasern des Sehnerven und des tractus opticus ungekreuzt bleiben, dass dagegen die innersten Fasern sich kreuzen. Nun enden die äusseren Fasern des Sehnerven in den äusseren, die inneren in den inneren Theilen der Retina. Daraus folgt, dass die Aussenseite der rechten und die Innenseite der linken Netzhaut im rechten, die Aussenseite der linken und die Innenseite der rechten Netzhaut im linken Vierhügel vertreten sind. Auch dies wird durch die pathologische Beobachtung bestätigt, welche zeigt, dass bei partieller Erblindung beider Netzhäute aus centralen Ursachen stets die Aussenhälfte der einen und die Innenhälfte der andern Retina zusammen ergriffen sind[1]). Es entsteht so das Symptomenbild der so genannten **Hemianopsie** (Hemiopie), bei welcher, wenn sie eine vollständige ist, für die **eine** Hälfte des Gesichtsfeldes vollständige Blindheit besteht, während für die andere noch eine binoculare Wahrnehmung möglich ist. Nur die zwischen dem Sehnerveneintritt und der nach aussen von ihm gelegenen Centralgrube der Netzhaut (der Stelle des deutlichsten Sehens) befindliche Netzhautstrecke scheint von Fasern beider Sehnerven versorgt zu werden. Die Fig. 56 veranschaulicht dieses Verhältniss.

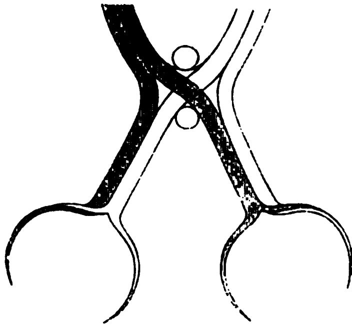


Fig. 56. Schema der Sehnervenkreuzung im Chiasma des Menschen. (Beide Sehnerven mit ihren Netzhautausbreitungen von oben gesehen.) Der tractus opticus der rechten Seite ist schraffirt, derjenige der linken ist weiss gelassen.

Wie der Sehnerv, so stehen auch die Ursprungsfasern der beiden vorderen Augenmuskelnerven mit den grauen Kernen der Vierhügel in naher Verbindung. Die von den Vierhügeln bedeckte Sylvische Wasserleitung (*S* Fig. 55) ist nämlich von grauer Substanz umgeben, in deren Gebiet, nach unten von der Lichtung, ein Nervenkern liegt, aus welchem die Wurzeln des Oculomotorius und Trochlearis hervorkommen[2]). Aus diesem Kern entspringen nun centralwärts mehrere Faserbündel. Eines

1) D. E. MÜLLER, GRÄFE's Archiv f. Ophthalmologie VIII, 1. S. 160. FÖRSTER, Handb. der gesammten Augenheilkunde von GRÄFE und SÄMISCH, VII, 1. S. 112 f. LEBER, ebend. V, 2. S. 929 f.

2) Die Wurzelfasern des Trochlearis treten nach oben und kreuzen sich vor dem unteren Vierhügelpaar im Dach des aquaeductus Sylvii (*T* Fig. 55); die Fasern des Oculomotorius laufen die Haube durchsetzend nach unten, um an der innern Seite des Hirnschenkelfusses an der Oberfläche zu erscheinen (*III* Fig. 26).

kreuzt sich mit dem Bündel der entgegengesetzten Seite und schliesst sich möglicherweise auf seinem weiteren Verlaufe dem Fuss des Hirnschenkels an, der sich auf diese Weise aus Centralfasern der höher gelegenen motorischen Nervenkerne ergänzen dürfte. Andere, weiter rückwärts liegende Fasern aus dem nämlichen Kern stehen mit den Ganglienkernen der Vierhügel in theils geradläufiger theils gekreuzter Verbindung. Anatomisch allerdings ist der Weg dieser Fasern bis jetzt nicht nachgewiesen, aber der physiologische Versuch, welcher zeigt, dass Zerstörung der Vierhügel Accommodations- und Bewegungslähmung des Auges herbeiführt, macht denselben zweifellos. Nach diesem Resultat muss auch der weiter unten entspringende Augenmuskelnerv, der Abducens, durch centralwärts verlaufende Fasern in den Vierhügeln vertreten sein. Die Fasern, welche die Accommodation für die Nähe und die Verengerung der Pupillen bewirken, schliessen sich in der Regel der Bahn des Oculomotorius, zuweilen aber auch, wie es scheint, der des Abducens an[1]: sie treten, nachdem sie eine totale Kreuzung erfahren haben, wahrscheinlich in das hintere Vierhügelpaar[2]. Verwickelter gestaltet sich die Endigung der Fasern für die Augenmuskeln, welche nach SCHIFF ebenfalls in dem hinteren, nach ADAMÜK dagegen vorzugsweise in dem vorderen Vierhügelpaar stattfinden soll[3]. Nach dem letzteren Beobachter bewirkt Reizung des vorderen Vierhügels der rechten Seite Linkswendung beider Augen, Reizung des linken Vierhügels Rechtswendung derselben. Dabei richten sich die Blicklinien horizontal, wenn man den vordern Umfang des Hügels reizt. Langt man mit der Reizung am mittleren Theil desselben an, so richten sich beide Blicklinien nach oben, während die Pupillen weit werden; diese Stellung verbindet sich mit der Convergenz, wenn man noch weiter nach hinten geht. Wird endlich der hinterste Theil des Hügels gereizt, so nimmt die Convergenz zu, während sich zugleich die Blicklinien nach unten richten und die Pupillen verengern. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich zunächst, dass die centralen Bahnen der Augenmuskelnerven eine partielle Kreuzung erfahren, indem diejenigen Oculomotoriusfasern, welche, zum innern geraden Augenmuskel tretend, die Innenwendung des Auges bewirken, grossentheils in den Vierhügel der nämlichen, die zum äussern geraden Augenmuskel verlaufenden Abducensfasern vorzugsweise in den Vierhügel der entgegengesetzten Seite eintreten. Dabei kann aber nur die Kreuzung derjenigen Oculomotoriusfasern zum Rectus internus eine annähernd vollständige sein, welche am vordern Rand des Vierhügels endigen, weiter nach hinten muss immer mehr eine gleich-

1) ADAMÜK, Med. Centralblatt 1870, No. 12.
2) SCHIFF, Physiologie I, S. 358.
3) SCHIFF, ebend. S. 359. ADAMÜK, Med. Centralblatt 1870, No. 5.

förmige Vertheilung auf beide Hügel eintreten, so dass nun hier die Reizung eine Action beider innerer Augenmuskeln d. h. Convergenz herbeiführt. Eine ähnliche gleichförmige Vertheilung gekreuzter und ungekreuzter Centralfasern muss in Bezug auf die übrigen Augenmuskelnerven angenommen werden, wobei aber wieder die Fasern zu den verschiedenen gemeinsam wirkenden Muskelgruppen in verschiedenen Regionen der Vierhügel ihr Ende finden. Die Oculomotoriusfasern zum Rectus superior und Obliquus inferior, welche bei der Aufwärtswendung des Auges wirksam sind, müssen nämlich nahe dem vordern Ende, die Oculomotoriusfasern zum Rectus inferior und die Trochlearisfasern zum Obliquus superior dagegen, welche die Abwärtswendung bewerkstelligen, müssen weiter hinten ihre Centra besitzen. Von allen diesen Centren müssen dann ausserdem Centralfasern zu den verschiedenen Regionen des Pupillarcentrums angenommen werden, um die begleitenden Bewegungen der Iris zu erklären. Neben den Fasern, die von den nahe gelegenen Kernen der Augenmuskelnerven den Vierhügeln zufliessen, empfangen diese aber ausserdem offenbar in der Schleife noch eine nicht unbeträchtliche Abzweigung der motorischen Bahn des Rückenmarks. Nach Exstirpationsversuchen und pathologischen Beobachtungen scheint dieselbe in dem *hinteren* Hügelpaar ihr nächstes Ende zu finden, nach dessen Läsionen Gleichgewichtsstörungen namentlich in den hinteren Extremitäten beobachtet werden, deren Beschaffenheit jedoch, besonders mit Rücksicht auf etwa gleichzeitig bestehende Läsionen der Hirnschenkel, noch der näheren Untersuchung bedarf[1]).

Die hauptsächlichsten den Vierhügeln von der peripherischen Seite zugeführten Leitungsbahnen sind demnach: erstens centrale Bahnen *motorischer* Nervenkerne, sie sind theils die Bündel der Schleife, durch welche sich ein Antheil der motorischen Rückenmarksstränge in die Vierhügel abzweigt, theils die den letzteren zugeführten Centralfasern der Augenmuskelnerven; zweitens *sensorische* Nervenbahnen, sie gehören, so viel bekannt, ausschliesslich dem Sehnerven an. Mit einem Theil dieser ihrer peripherischen Wurzeln sind die Vierhügel in gekreuzter Richtung verbunden. Auf der andern Seite entspringen dann aus ihren Ganglienkernen *centralwärts* gerichtete Faserbündel, welche, neben den an Zahl geringeren zum tractus opticus gerichteten Fasern, die Hauptmasse der Vierhügelarme bilden. Diese Faserbündel sind, wie die Vierhügelarme selbst, nach vorn und aussen gegen die Sehhügel gerichtet. Sie treten in die Basis der

1) Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 82 f. Rücksichtlich der pathologischen Beobachtungen vgl. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 216. Ob auch sensorische Bahnen aus dem Rückenmark, etwa die von Flechsig in diese Gegend verfolgten Fasern der Olivenzwischenschichte (S. 116), in die Vierhügel eintreten, oder ob dieselben unter ihnen hinweg nach den Sehhügeln ziehen, müssen künftige Untersuchungen entscheiden.

Sehhügel ein, von wo ein Theil sich nach oben wendet und pinselförmig zerstreut gegen die grauen Kerne des Thalamus ausstrahlt. Ein anderer Theil aber tritt, wie es scheint, unter den Sehhügeln hindurch, um sich direct dem Stabkranz beizugesellen, und zwar derjenigen Abtheilung desselben, welche sich in die Hinterhauptslappen begibt[1]).

Die der Haube des Hirnschenkels zugehörigen Markbündel erstrecken sich unter den Vierhügeln nach vorn. Sie bilden den Boden der Sehhügel (vgl. Fig. 35 S. 66) und mischen sich an der Stelle des rothen Kerns (*hb*) mit den in letzteren eintretenden Fasern des Bindearms, deren muthmasslicher Verlauf schon früher (S. 120) besprochen wurde, zu einem dichten Fasergeflecht, welches durch die hier stattfindende Kreuzung der Bindearme noch verwickelter wird. Die bedeutende Abnahme der Längsfaserzüge oberhalb des rothen Kerns lässt mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass ein grosser Theil der Haubenbündel im Sehhügel sein Ende findet, und die Richtung der in den Sehhügel von seinem Boden her ausstrahlenden Fasern unterstützt diese Vermuthung, während freilich der Umstand, dass die Masse der Haube bei verschiedenen Thieren nicht völlig gleichen Schritt hält mit der Entwicklung des Thalamus, auf weitere Leitungswege hinzuweisen scheint, welche anatomisch bis jetzt nicht nachgewiesen sind[2]). Von den in die Sehhügel eintretenden Fasern vermuthet man, dass sie theils rechtläufig theils gekreuzt verlaufen. Die Kreuzungsfasern sollen, nach innen vom rothen Kern gelagert, die hintere Commissur bilden (*cp* Fig. 32 S. 63)[3]), während die den rothen Kern unmittelbar umgebenden Faserzüge in den gleichseitigen Sehhügel eintreten. Ausser diesen Einstrahlungen aus Bindearmen und Haube des Hirnschenkels nimmt der Sehhügel von der Peripherie her die oben schon erwähnten Faserbündel aus den Vierhügeln durch die vordern Vierhügelarme und andere aus dem tractus opticus auf[4]). In den Ganglienkernen des Sehhügels dürften somit von der Peripherie her, ähnlich wie in den Vierhügeln, sensorische und motorische Leitungsbahnen zusammenfliessen, während überdies in ihn wahrscheinlich ein nicht unerheblicher Antheil der intracentralen, durch die Bindearme vom Kleinhirn herkommenden Fasern eingeht. Die sensori-

1) Bestimmter als die immerhin unsicheren mikroskopischen Beobachtungen (vgl. MEYNERT a. a. O. S. 744, HENLE, Nervenlehre, S. 248) weisen auf diese Verbindung mit dem Occipitalhirn die unten (No. 7) zu besprechenden physiologischen Ergebnisse über die letzte Endigung der Sehnervenbahnen hin.

2) FOREL, Archiv f. Psychiatrie VII, S. 413.

3) Ein in seiner Bedeutung noch unerkanntes Gebilde, welches aber wahrscheinlich ebenfalls Kreuzungsfasern des Sehhügels einschliesst, ist die mittlere Commissur (*cm* Fig. 32).

4) J. WAGNER, Der Ursprung der Sehnervenfasern. Dorpat 1862, S. 11 f. HENLE a. a. O. S. 250, Fig. 179.

schen Bahnen des Sehhügels gehören aber augenscheinlich nur zu einem sehr geringen Theil dem Sehnerven an; grossentheils scheinen es wohl Fortsetzungen sensorischer Rückenmarksstränge zu sein, welche in den Sehhügel eintreten. Motorische Leitungsbahnen sind vielleicht zu einem geringen Theil noch den directen Hirnschenkeleinstrahlungen beigemischt, zum Theil stammen sie ursprünglich von der Schleife her, indem sie den Vierhügelarmen zugeführt werden, nachdem sie die Vierhügel durchsetzt und sich zwischen denselben gekreuzt haben. Centralwärts gehen sehr bedeutende Fasermassen aus dem Sehhügel hervor, welche nach allen Theilen der Hirnrinde, vorzugsweise aber, wie es scheint, in den Stirn-, Schläfe- und Scheitellappen ziehen. Diese Ausstrahlungen geschehen in der Form gesonderter Bündel, welche von der Basis des Sehhügels ausgehen. Während hinten die Hirnschenkelhaube der Boden ist, auf welchem der Sehhügel ruht, bilden jene Stabkranzausstrahlungen mehrere Stiele, durch welche sein vorderes Ende gehalten wird. Ein schmales Bündel windet sich zwischen dem geschwänzten und Linsenkern hindurch, es bildet einen Theil der inneren Markkapsel des letzteren (*mth* Fig. 57) und geht zum Frontalhirn. Eine zweite Markstrahlung verläuft unter dem Linsenkern nach der Gegend der Sylvischen Spalte. Endlich kommen noch aus dem vordern Kern Fasern hervor, die rück- und abwärts zum corpus candicans verlaufen und in diesem schleifenähnlich sich umwenden, um in die aufsteigende Wurzel des Gewölbes überzugehen (Fig. 32 S. 63 *ra*, *rd*). Hierdurch treten Markfasern des Sehhügels auch mit den nach hinten gelegenen Rindenpartieen, und zwar mit der Rinde der in die Hirnhöhlen hervorragenden Gebilde des Ammonshorns und der Vogelklaue, in Verbindung.

Der Fuss oder die Basis des Hirnschenkels setzt denjenigen Theil des Vorderseitenstrangs fort, welcher sich direct zu den vorderen Theilen des grossen Gehirns begibt; er nimmt auf diesem Wege den oberen Arm der nach dem Kleinhirn abgeleiteten Seitenbahn auf, der sich innerhalb der Brücke ihm anschliesst. Der Fuss sondert sich in zwei Hauptabtheilungen, deren Ordnung wahrscheinlich während der Kreuzungen der Hirnschenkelfasern vollzogen wird. Die erste derselben (*P* Fig. 57) geht, ohne weitere Stationen grauer Substanz zu berühren, in den Stabkranz, sie tritt zwischen Sehhügel, Streifenhügel und Linsenkern durch die sogenannte innere Kapsel des letzteren hindurch, um nach allen Provinzen der Hemisphärenrinde auszustrahlen. Diese directe Grosshirnrindenbahn des Fusses enthält zunächst die Fortsetzung der Pyramiden. Ihre Fasern ziehen, wie der Verlauf der secundären Degeneration zeigt, von der innern Kapsel aus nach der Rinde der beiden

Centralwindungen. Hier endet diese bis jetzt am genauesten verfolgte motorische Bahn, die in den Vorder- und Seitensträngen des Rückenmarks beginnt und direct, ohne weitere Knotenpunkte grauer Substanz zu durchsetzen, zur Grosshirnrinde emporreicht[1]. Ein weiterer Antheil dieser directen Grosshirnrindenbahn, dessen Verlauf aber noch nicht mit voller Sicherheit bestimmt wurde, ist sensorisch: er zieht durch den hinteren Abschnitt der inneren Kapsel, nach dessen Läsion man Empfindungslähmung und zuweilen auch Sehstörungen auf der entgegengesetzten Körperseite beobachtet: seine Ausstrahlung geschieht zum Theil im Occipitallappen, in welchen zuweilen die in solchen Fällen eintretende aufsteigende Degeneration verfolgt wurde[2]. Die zweite Hauptabtheilung des Fusses geht in die grauen Kerne der vorderen Hirnganglien, des Linsenkerns und Streifenhügels, über. Der Verlauf dieser Ganglienbahn des Fusses ist von anatomischer Seite noch wenig aufgeklärt. Mit Rücksicht darauf, dass ein grosser Theil der directen Fortsetzungen der Rückenmarksstränge zum Grosshirn theils in die Schleife und Haube, theils in die Grosshirnrindenbahn des Fusses übergeht, können überhaupt die Leitungswege zwischen diesen vordern Hirnganglien und dem Rückenmark nur von verhältnissmässig geringem Umfange sein; so weit überhaupt solche directe Bahnen vorhanden sind, können sie am ehesten einem Theil der motorischen Vorder- und Seitenstrangreste angehören. In der That sprechen für diese Annahme zahlreiche pathologische Beobachtungen, nach denen selbst eng begrenzte Krankheitsherde in den Linsen- oder geschweiften Kernen, sobald sie nur plötzlich eintreten, regelmässig und auch in solchen Fällen, wo die Bahnen der inneren Kapsel unversehrt blieben, von halbseitigen Lähmungen auf der entgegengesetzten Körperhälfte begleitet sind[3]. Da anderseits, sobald sich nur die Herde auf die Ganglien beschränken und den hintersten Theil der innern Kapsel nicht mit ergriffen haben, niemals Empfindungsstörungen beobachtet werden, so ist es wahrscheinlich, dass die Ganglienbahn nur motorische Fasern aus dem Rückenmark führt, die dann nach oben hin durch centrale motorische Fasern aus den Kernen der Hirnnerven ergänzt werden. Weitaus an Umfang übertroffen wird jedoch dieser motorische Theil der Ganglienbahn durch jene intracentrale Leitung, welche ihr in den Brückenarmen vom Kleinhirn aus zugeführt wird, und welche jedenfalls zum

1) Nur über die Stelle, wo die Pyramidenbahn die innere Kapsel durchsetzt, bestehen noch widersprechende Angaben. Nach CHARCOT Leçons sur les localisations, p. 155) geschieht dies in dem vordern, nach FLECHSIG (Systemerkrankungen, S. 46) in dem mittleren, der Mitte des Sehhugels entsprechenden Theil derselben.

2) VEYSSIÈRE, Sur l'hémianesthésie de cause cérébrale. Paris 1874. CHARCOT a. a. O. p. 113.

3) Vgl. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 292 f.

grössten Theil in den vordern Hirnganglien endigt (vgl. S. 120). Ob ausserdem noch eine intracentrale Bahn zwischen Sehhügel und Linsenkern existirt, ist zweifelhaft[1]; jedenfalls ist sie von verhältnissmässig geringem Umfang. Alle Fasersysteme strahlen radienförmig von innen und unten her in die genannten Ganglien ein; im Linsenkern dringen sie zugleich in die Markscheidewände zwischen den einzelnen Gliedern des Kerns und biegen sich von dort aus gegen die Lagen grauer Substanz um.

Durch die Eigenschaft, dass sie, abgesehen von den intracentralen Fasern, ausschliesslich oder vorwiegend motorische Bahnen sammeln, scheinen sich die dem Fuss zugehörigen Ganglienkerne wesentlich von den weiter rückwärts gelegenen zu unterscheiden, in denen die aus sensorischen und motorischen Fasern zusammengesetzte Haube und Schleife endigt. Nur der vorderste Theil, der Kopf des Streifenhügels, bietet in dieser Beziehung ein analoges Verhalten dar wie die Vier- und Sehhügel, insofern er mit seiner Basis aus dem Riechkolben Fasern aufnimmt, welche in ihm wahrscheinlich mit der von unten an ihn herantretenden Abtheilung der motorischen Leitungsbahn in Verbindung treten. Ob die vorderen Hirnganglien darin den Seh- und Vierhügeln gleichen, dass aus ihnen in centraler Richtung Fasern hervorgehen, welche in der Hirnrinde endigen, scheint zweifelhaft. Nachdem man früher allgemein angenommen, dass am äussern und obern Rand des geschweiften und Linsenkerns die Stabkranzfasern austreten, um nach allen Provinzen der Hirnrinde, namentlich aber zum Vorderhirn auszustrahlen[2], haben neuere Untersuchungen von Meynert und Wernicke zu einem entgegengesetzten Resultat geführt[3]. Nach ihnen bilden beide Ganglien ein der Hirnrinde selbst analoges Ursprungsgebiet, von welchem aus nun theils in den Hirnschenkel, theils nach andern coordinirten Centraltheilen, besonders nach dem Kleinhirn, Fasern ausgehen. Doch scheint dieses anatomische Resultat mit der pathologischen Beobachtung schwer vereinbar zu sein, dass Verletzungen der Streifenhügel und Linsenkerne auch dann, wenn die vorbeitretenden Stabkranzfasern unversehrt geblieben sind, Lähmungen der combinirten willkürlichen Bewegungen hervorbringen. Denn die Willenshandlungen sind so sehr an das Zusammenwirken verschiedener Centraltheile gebunden, dass von Elementen, deren Ausschaltung die willkürliche Bewegung aufhebt, mannigfache Verbindungen mit den Centren der Grosshirnrinde erwartet werden sollten. Bei der Schwierigkeit der anatomischen Untersuchung wird man es daher wohl noch als eine offene Frage betrachten

1) Arnold, Handbuch der Anatomie II, S. 754.
2) Meynert, Stricker's Gewebelehre, S. 725f.
3) Meynert, Wiener Sitzungsber. 1879, No. 19. Wernicke, Verhandlungen der physiol. Gesellschaft in Berlin. Jahrg. 1879—80, No. 5.

dürfen, ob wirklich den vorderen Hirnganglien jede directere Verbindung mit der Grosshirnrinde fehlt. Würde sich letzteres bestätigen, so bliebe freilich immer noch eine indirecte Verbindung über das Kleinhirn möglich. Abweichend auch in Bezug auf seine centralen Verbindungen verhält sich übrigens der Kopf des Streifenhügels. Seine grauen Massen, mit denen die an der Basis des Gehirns hervortretende vordere durchbrochene Platte zusammenhängt (*sp* Fig. 31), entsenden nämlich Stab-

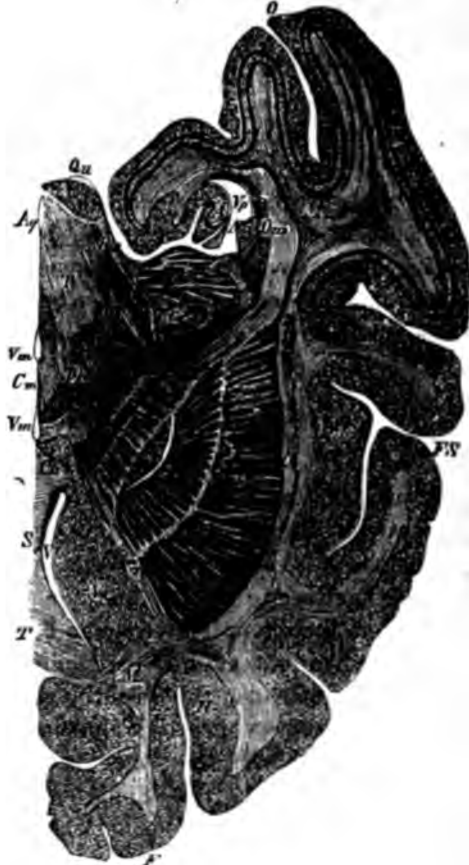


Fig. 57. Horizontalschnitt durch die linke Hemisphäre eines Affen (Cercocebus cinomolgus, nach MEYNERT. *F* Stirnende, *O* Hinterhauptsende der Hemisphäre. *R* Hirnrinde. *FS* Sylvische Spalte. *J* Insel. *Cl* Vormauer. *L*I, *L*II, *L*III Linsenkern. *Nc* Kopf des Streifenhügels. *Na* Durchschnitt des hinteren Endes vom geschweiften Kern. *M* Hemisphärenmark, vorn aus sich kreuzenden Stabkranz- und Balkenfasern, hinten aus Stabkranzfasern bestehend. *T* Balken. *S* Septum lucidum. *Ca* Vordere Commissur. *Cm* Mittlere Commissur. *V* Vorderhorn, *Vp* Hinterhorn des Seitenventrikels. *Vm* Dritter Ventrikel. *Th* Sehhügel. (Darüber liegt die Strahlung des Balkenwulstes *T*, vgl. den Medianschnitt Fig. 32 S. 63.) *Th*I Sehhügelpolster. *Qu* Unterer Vierhügel. *Aq* Sylvische Wasserleitung. *Bs* Oberer, *Bi* unterer Vierhügelarm. *Gi* Innerer, *Ge* äusserer Kniehöcker. *P* Hirnschenkelfuss, zum Theil quer durchschnitten. *Om* Markstrahlung in den Hinterlappen aus dem hinteren Theil der inneren Kapsel. *A* Ammonshorn. *T'* Balkentapete, die Wand des Hinterhorns bildend. *mth* Markstrahlung aus dem Sehhügel in den Stirnlappen.

kranzfasern, die aus der Riech- in die Hakenwindung sowie in die Längsfaserzüge des Gewölbes überzugehen scheinen, um vielleicht in der Rinde des Ammonshorns und der Vogelklaue zu endigen. Ein dem Verlauf des Riechnerven angehöriges Fasersystem vermuthet man ausserdem noch in der vordern Commissur (*ca* Fig. 32). Bei den mit starken Riechlappen versehenen Säugethieren ist dieser Zusammenhang ziemlich deutlich ausgeprägt. Bei ihnen strahlen die Fasern der vordern Commissur

zum grössten Theil gegen die Wände des Riechlappens und in das Riechfeld aus, ein kleinerer Theil wendet sich nach rückwärts, um sich im Mark des Temporal- und Occipitalhirns zu verlieren. Bei den Primaten scheint sich dieses Verhältniss umzukehren, indem hier nur spärliche Fasern zur vordern durchbrochenen Substanz treten, die meisten dem Stabkranz des Hinterhaupts- und Schläfelappens sich beimengen[1]). Da nun aber auch der letztere, namentlich in den der Ammonswindung zugehörigen Gebieten, einen Theil der Olfactoriusausbreitung in sich aufnimmt, so liegt die Vermuthung nahe, dass der vordern Commissur allgemein die Bedeutung zukomme centrale Endigungen der Riechnerven beider Hirnhälften mit einander zu verbinden. Ob es sich dabei um eine wahre Commissur, d. h. um eine Verbindung correspondirender Rindengebiete beider Seiten, oder um eine Decussation handelt, ist zweifelhaft. Im letzteren Fall würde die Commissur jedenfalls nur eine theilweise Kreuzung vermitteln: man hätte also dann anzunehmen, dass von den Olfactoriusfasern, welche das Riechlappenmark zusammensetzen, ein Theil auf der nämlichen, ein anderer auf der entgegengesetzten Seite in die graue Substanz des Riechfeldes sowie in die zugehörigen Rindengebiete ausstrahle[2]).

7. Leitungsbahnen zur Grosshirnrinde.

Von den letzten Schicksalen der theils direct aus den Hirnschenkeln theils aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien dem Stabkranz zufliessenden Fasersysteme ist, insoweit ihre weitere Verlaufsrichtung im Grosshirnmark unmittelbar auf anatomischem Wege festgestellt werden konnte, oben schon die Rede gewesen. Die so gewonnenen Aufschlüsse sind aber in Folge der in dem Stabkranz eintretenden Faserverflechtung äusserst mangelhaft. Eine irgendwie zureichende Feststellung der Beziehungen, in welchen die einzelnen Gebiete der Grosshirnrinde zu den peripherischen Körpertheilen stehen, ist daher auf diesem Wege um so weniger möglich, als ein grosser Theil der Leitungsbahnen lange schon vor dem Uebertritt in das Grosshirnmark der sichern Verfolgung verloren ging. Es stellt sich somit die Nothwendigkeit heraus jene Beziehungen womöglich durch directe Beobachtungen festzustellen, wobei übrigens die bisher gewonnenen Ergebnisse über die Richtung der letzten Faserausstrahlungen immerhin eine

1) Gewöhnlich wird nur eine Verbindung der Schläfelappen in der vordern Commissur angenommen. Gratiolet hat aber beim Affen nach rückwärts laufende Faserbündel bis zur Spitze des Hinterhauptslappens verfolgt (Anatomie comp. II, p. 188); Meynert hat dasselbe Verhalten für den Menschen bestätigt (Wiener Sitzungsber. Bd. 60, S. 560).

2) Huschke, Schädel, Hirn und Seele, S. 148. J. Sander, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1866, S. 750. Meynert, Stricker's Gewebelehre, S. 723.

nützliche Controle abgeben können. Die Ermittelung der Bedeutung, welche die einzelnen Theile der Grosshirnoberfläche als letzte centrale Endigungen der Leitungsbahnen besitzen, kann nun wieder auf zwei Wegen geschehen: durch den physiologischen Versuch an Thieren und durch die pathologische Beobachtung am Menschen. Die durch den ersteren gewonnenen Ergebnisse lassen sich natürlich nur insoweit, als sie über die allgemeine Frage der Vertretung der Körperorgane in der Grosshirnrinde Aufschlüsse enthalten, auf den Menschen übertragen; über die locale Endigung der einzelnen Leitungsbahnen im menschlichen Gehirn können nur pathologische Beobachtungen entscheiden. Die letzteren sind ausserdem dadurch von höherem Werthe, dass sie über das Verhalten der Empfindung viel sichereren Aufschluss geben; sie führen dagegen den Nachtheil mit sich, dass wegen der Seltenheit umschriebener Läsionen der Rinde und des Hirnmantels die Erfahrungen nur sehr allmälig gesammelt werden können.

Die Versuche an Thieren zerfallen in zwei Classen, in Reizversuche und in Ausfallsversuche, wobei wir unter den letzteren alle diejenigen Experimente verstehen, bei denen es darauf abgesehen ist die Function irgend eines Rindengebietes vorübergehend oder dauernd aufzuheben. Bei den Reizversuchen kommen als Reizsymptome irgend welche Bewegungserscheinungen (Muskelzuckungen oder dauernde Contractionen) zur Beobachtung; den Ausfallsversuchen folgen Ausfallssymptome, welche in der Form aufgehobener oder gestörter Bewegung und Empfindung sich darstellen. Zur Feststellung der Endigungen motorischer Leitungsbahnen kann man sich beider Versuchsweisen bedienen, während für die sensorischen Gebiete vorzugsweise die Ausfallsversuche gewählt werden müssen. Da nun aber in zahlreichen Theilen der Grosshirnrinde intracentrale Bahnen aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien endigen, welche erst nach sehr verwickelten Umwegen mit motorischen oder sensorischen Leitungsbahnen oder mit beiden in Verbindung stehen, so wird von vornherein zu erwarten sein, dass nicht jede experimentelle oder pathologische Veränderung an einer begrenzten Stelle von merkbaren Symptomen gefolgt ist, und selbst wenn solche eintreten, werden im allgemeinen nicht einfache Reizungs- und Lähmungserscheinungen, wie sie etwa bei der Erregung und Durchschneidung peripherischer Nerven entstehen, zur Beobachtung kommen. In der That bestätigt sich dies durchaus in den Beobachtungen. An vielen Punkten verlaufen die Eingriffe symptomlos; wo Erscheinungen eintreten, da besitzen die Muskelerregungen häufig den Charakter zusammengesetzter Bewegungen, die Ausfallssymptome aber manifestiren sich in der Regel als blosse Störungen der Bewegung oder als unvollkommene sinnliche Wahrnehmungen, selten

und immer nur bei ausgedehnteren Läsionen als vollständige Aufhebungen derselben. Wir wollen nun als **motorische Rindenstellen** solche bezeichnen, deren Reizung eine Innervation motorischer Nerven herbeiführt, ohne dass gleichzeitig bestimmte Empfindungen als die Ursachen dieser motorischen Reaction nachgewiesen werden können; **sensorische Rindenstellen** sollen dagegen diejenigen genannt werden, deren Reizung deutliche Empfindungsäusserungen, und deren Entfernung zweifellose Ausfallssymptome sensorischer Art im Gefolge hat.

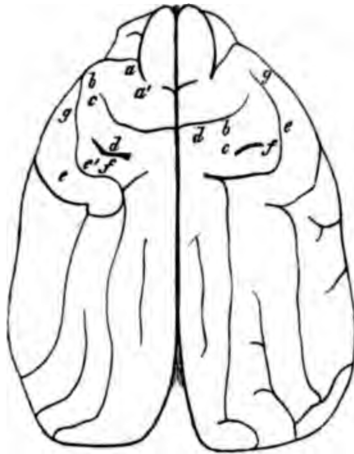


Fig. 58. Motorische Stellen an der Oberfläche des Hundegehirns, links theils nach Fritsch und Hitzig, theils nach eigenen Beobachtungen; rechts sind zur Vergleichung einige der Resultate von Ferrier angegeben. *a* Nackenmuskeln. *a'* Rückenmuskeln. *b* Strecker und Adductoren des Vorderbeins. *c* Beuger und Pronatoren des Vorderbeins. *d* Muskeln der Hinterextremität. *e* Facialis. *e'* Obere Facialisregion. *f* Augenmuskeln. *g* Kaumuskeln.

Geht man von dieser Unterscheidung aus, so gelingt es nun vermittelst der Reizversuche verhältnissmässig am leichtesten gewisse **motorische Stellen** an der Grosshirnoberfläche der Thiere nachzuweisen. In Fig. 58 sind am Gehirn des Hundes, für welchen bis jetzt die zahlreichsten Versuche vorliegen, diejenigen Orte bezeichnet, für welche die Angaben der meisten Beobachter wenigstens annähernd übereinstimmen[1]). Die motorischen Stellen nehmen sämmtlich den vorderen Theil des Gehirns zwischen der Riechwindung und der Sylvischen Spalte ein, die Wirkung ihrer Reizung ist in der Regel eine gekreuzte; nur bei denjenigen Bewegungen, bei denen eine regelmässige functionelle Verbindung beider Körperhälften besteht, wie bei den Kaubewegungen, den Augenbewegungen, pflegt sie bilateral einzutreten. Die Ausdehnung der reizbaren Stellen überschreitet selten einige Millimeter, und die Erregung der zwischen ihnen gelegenen Punkte ist bei schwachen Reizen von keinerlei sichtbaren Effecten begleitet. Bei stärkerer Reizung oder bei häufiger Wiederholung derselben treten allerdings auch von solchen ursprünglich indifferenten Stellen aus Zuckungen ein; es ist aber zu vermuthen, dass derartige Effecte theils

1) Fritsch und Hitzig, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1870, S. 300 f. Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. Berlin 1874, S. 42 f. Ferrier, Die Functionen des Gehirns, übersetzt von Obersteiner. Braunschweig 1879, S. 159 f. (Bearbeitung der vom selben Verfasser in den West Riding Lunatic Asylum Medical Reports Vol. III (1873) und in den Proceedings of the Roy. Soc. 1874—75 erschienenen Untersuchungen.)

von Stromesschleifen (bei elektrischer Reizung), theils von einer durch die vorangegangene Reizung entstandenen Steigerung der Erregbarkeit, theils aber auch von Empfindungen herrühren, da nun zuweilen deutliche Aeusserungen des Schmerzes auftreten.

Entfernt man die Grosshirnrinde an einer Stelle, die als motorisch erkannt ist, so bleibt gleichwohl die Wirksamkeit der Reize ungeändert[1]). Es ist demnach möglich, dass die Erscheinungen zunächst durch die Erregung der Stabkranzfasern, die an den betreffenden Stellen endigen, nicht durch die Reizung der Rindenzellen selbst verursacht werden[2]). Die Ausfallssymptome, die einer solchen Entfernung motorischer Stellen nachfolgen, sind dadurch charakterisirt, dass bei ihnen die willkürliche Bewegung gehemmt erscheint, während sich die betreffenden Muskeln auf Reizung geeigneter Hautstellen noch reflectorisch verkürzen oder auch unter Umständen bei der Bewegung anderer Muskelgruppen in Mitbewegung gerathen. Der erstere Umstand kann besonders zur Unterscheidung dieser durch Ausschaltung motorischer Functionsherde entstehenden Bewegungsstörungen von denjenigen dienen, die in einer Aufhebung von Empfindungen ihre Quelle haben. Alle solche Ausfallssymptome sind übrigens, so lange nicht beträchtliche Theile der Rindenoberfläche beider Hemisphären hinweggenommen sind, nicht dauernd; nach Tagen oder Monaten pflegt sich ein vollkommen normales Verhalten der Thiere wieder herzustellen, und im allgemeinen geschieht dies um so schneller, einen je geringeren Umfang das verloren gegangene Rindengebiet besitzt.

Schon die individuelle Variabilität in dem Verlauf der Furchen und Windungen weist darauf hin, dass die Lage der motorischen Stellen sogar bei verschiedenen Thieren der nämlichen Species einige Schwankungen darbieten wird. In der That dürften manche der Widersprüche in den Angaben der Autoren hierauf zurückzuführen sein. Sogar an den beiden Hirnhälften eines und desselben Hundes fanden LUCIANI und TAMBURINI die übereinstimmenden Stellen etwas verschieden gelagert[3]). Noch grösser

---

1) HERMANN, PFLÜGER's Archiv, Bd. 10, S. 77.

2) Zwar haben FRANCK und PITRES (Soc. de biologie, 22. Dec. 1877) die Zeit der latenten Reizung bei Erhaltung der Rinde etwa um 0,01 Sec. grösser gefunden als nach Abtragung derselben. Auffallender Weise haben jedoch dieselben Beobachter übereinstimmend mit CARVILLE und DURET gefunden, dass bei Erhaltung der Rinde schwächere Reize zur Auslösung der Bewegungen genügen. Dies steht mit den in Cap. VI zu besprechenden allgemeinen Erregungsgesetzen der centralen Substanz im Widerspruch, nach welchen centrale Elemente im allgemeinen weniger reizbar sind als Nervenfasern, namentlich aber eine vergrösserte Latenzzeit unter normalen Verhältnissen stets als Begleiterin verminderter Reizbarkeit auftritt. Dieser Gegenstand bedarf daher wohl noch, namentlich mit Rücksicht auf die Einflüsse des Absterbens der Theile, einer genaueren Untersuchung.

3) Ric. sperim. sui centri psico-motori corticali. Reggio Emilia 1878. Ausführlicher Auszug in Brain, a Journal of neurology 1879, p. 529.

sind natürlich die Abweichungen bei verschiedenen Rassen und Arten. Doch bleiben nicht nur, wie die Untersuchungen von Ferrier zeigen, bei verwandten Arten, wie z. B. bei dem Hunde, dem Schakal und der Katze, die Schwankungen der Lage verhältnissmässig unbedeutend, sondern es findet sich auch bei den verschiedensten Säugethierordnungen, von den Nagern mit völlig ungefalteten Hemisphären an, dem Kaninchen, Meerschweinchen und der Ratte[1]), bis herauf zu den Primaten die Regel bestätigt, dass die motorischen Stellen nur in den vorderen Theilen des Gehirns vorkommen, welche vor der Sylvischen Spalte oder Grube gelegen sind, und dass sie selbst von diesem Gebiet nur einen verhältnissmässig kleinen Theil einnehmen. Bei den Thieren mit ausgebildeter Riechwindung bildet die Riechfurche eine vordere Grenze, über welche niemals die erregbaren Stellen hinausreichen.

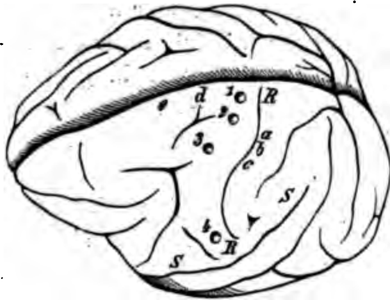


Fig. 59. Motorische Stellen an der Oberfläche des Affengehirns. 1 Hintere, 2 vordere Extremität. 3 Facialis. 4 Kaumuskeln (nach Hitzig). a, b, c Bewegungen einzelner Finger. d Extension des Armes und der Hand. e Augenbewegungen (nach Ferrier). RR Rolando'sche, SS Sylvische Spalte.

Ein besonderes Interesse bietet wegen der Aehnlichkeit des Gehirnbaues mit dem menschlichen die Aufsuchung der motorischen Punkte am Gehirn des Affen dar. Nach den von verschiedenen Beobachtern ausgeführten Experimenten finden sich hier die motorischen Punkte auf die beiden Centralwindungen und höchstens noch auf den oberen Theil der hinteren und mittleren Stirnwindung beschränkt[2]). Vor diesem Gebiete sind die Reizungsversuche erfolglos, hinter demselben erhält man zwar von vielen Stellen aus Muskelzuckungen, die aber nach den Resultaten der Exstirpationsversuche ohne Zweifel als Empfindungsreactionen zu deuten sind. In Fig. 59 zeigen die mit Ziffern bezeichneten Punkte die Lage der Stellen, welche Hitzig am Gehirn eines Affen (Inuus Rhesus) reizbar fand, mit den zugehörigen Muskelgebieten. Die Versuche von Ferrier stimmen in Bezug auf diese Punkte ziemlich gut überein; einige weitere von dem letzteren aufgefundene Punkte sind ausserdem mit Buchstaben in die nämliche Abbildung eingetragen.

Die Nachweisung der sensorischen Stellen der Grosshirnoberfläche kann bei Thieren mit zureichender Sicherheit nur mit Hülfe der

---

1) Vgl. Ferrier, Die Functionen des Gehirns, S. 172 f. Fürstner, Archiv f. Psychiatrie VI, S. 719. Nothnagel, Archiv f. patholog. Anatomie, Bd. 57, S. 184.

2) Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn, S. 126 f. Ferrier, Die Functionen des Gehirns, S. 152 f.

Ausfallserscheinungen geschehen, die nach Exstirpation oder chemischer Zerstörung bestimmter Rindengebiete eintreten. Vermöge dieser Beschränkung der Methode hat hier die Untersuchung mit grossen Schwierigkeiten zu kämpfen. Ist es auch verhältnissmässig leicht die Existenz von Empfindungsstörungen in irgend einem Sinnesgebiete zu constatiren, so ist doch die Beurtheilung der Art und des Umfangs solcher Störungen nothwendig immer da eine unvollkommene, wo wir, wie in diesem Fall, ganz und gar auf die objective Beobachtung beschränkt bleiben. In den zahlreichen Versuchen, die Hermann Munk an Hunden und Affen ausführte, gelang es verhältnissmässig am sichersten die centrale Localisation der Gesichtsempfindungen festzustellen. Als Sehcentrum erwies sich

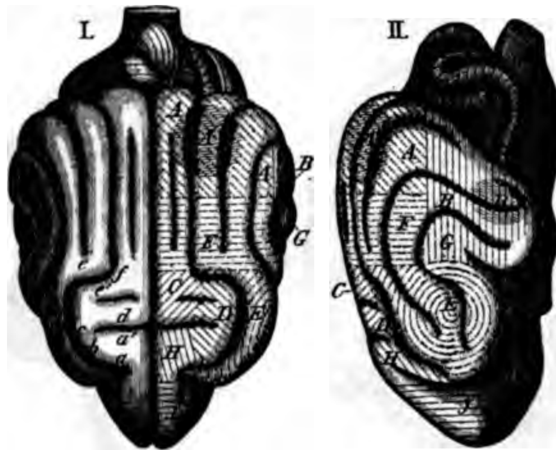


Fig. 60. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Hundegehirns. *I* Ansicht von oben. *II* Seitenansicht der linken Hirnhälfte. *A* Sehsphäre, *A'* centrale Region derselben. *B* Hörsphäre. *B'* Region für die Perception articulirter Laute. *C—J* Fühlsphäre. *C* Vorderbeinregion. *D* Hinterbeinregion. *E* Kopfregion. *F* Augenregion. *G* Ohrregion. *H* Nackenregion. *J* Rumpfregion. *a—g* Motorische Stellen. (Siehe die Erklärung zu Fig. 58.)

bei Hunden der nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene, von den Scheitelbeinen bedeckte Abschnitt des Gehirns, bei Affen die gesammte Oberfläche des Occipitallappens (*A* Fig. 60 und 61). Bei den letzteren ist nach Munk jede Hirnhälfte correspondirenden Stellen beider Netzhäute, und zwar jede den gleichseitigen Hälften derselben zugeordnet. Exstirpirt man daher einen Occipitallappen, so wird der Affe hemiopisch: er ist blind für alle die Bilder, welche auf die gleichseitige Retinahälfte fallen [1]). Bei Hunden dagegen ist die Zuordnung eine solche, dass der centralen Sehfläche jeder Gehirnhälfte der kleinere laterale Abschnitt der gleichseitigen und der grössere mediale Abschnitt der ungleichseitigen

1) Munk, Archiv f. Anatomie und Physiologie 1878, S. 169.

Retina entspricht: die Exstirpation der rechten centralen Sehfläche bewirkt also hier Erblindung des äussersten Randes der rechten Netzhaut und der ganzen linken Netzhaut mit Ausnahme des äussersten Randes derselben [1]). Diese Vertheilung der letzten Sehnervendigungen gleicht, wie man sieht, ganz und gar derjenigen, die bereits in den Vierhügeln in Folge der im Chiasma eingetretenen partiellen Kreuzungen nachzuweisen ist [2]). Wie aber in der angegebenen Weise die Hauptgebiete der beiden Retinen an die beiden Hälften des Gehirns vertheilt sind, so ergibt sich weiterhin, dass auch innerhalb jener Hauptgebiete den einzelnen Orten einer jeden Netzhaut gesonderte Regionen innerhalb der centralen Sehfläche entsprechen. Insbesondere ist dies für eine Netzhautstelle, für diejenige des deutlichsten Sehens nachzuweisen. Sie ist durch

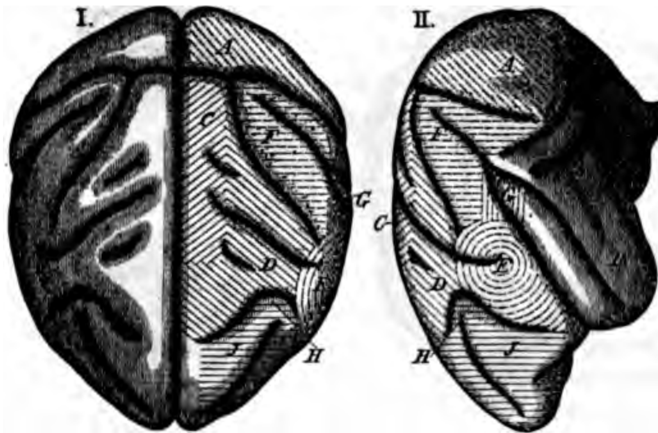


Fig. 64. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Affengehirns. Die Bedeutung der Bezeichnungen ist dieselbe wie in Fig. 60.

eine begrenzte Stelle A' vertreten (Fig. 60), welche ungefähr in der Mitte der ganzen Sehfläche gelegen und beim Hunde vollständig dem Netzhautcentrum der entgegengesetzten Körperseite zugeordnet ist. Durch die Exstirpation dieser Stelle wird das Sehen der Thiere so sehr beeinträchtigt, dass sie auf der betreffenden Seite keine Gegenstände mehr zu erkennen vermögen, während sie, weil das Sehen in den peripherischen Regionen der Netzhaut erhalten ist, noch auf Lichteindrücke reagiren sowie unvollkommene Wahrnehmungen vollziehen, was sich darin verräth, dass sie bei ihren Ortsbewegungen den im Wege stehenden Hindernissen ausweichen [3]). An die centrale Sehfläche grenzen, wie es scheint, nach

1) Munk ebend. 1879, S. 590.
2) Vgl. oben S. 126.
3) Abweichend von Munk verlegt Ferrier das Sehcentrum nach Versuchen am

aussen und unten die Centralapparate des Gehörssinnes an. Das Gebiet, dessen Exstirpation beim Hunde Aufhebung der Gehörsempfindungen verursacht, liegt nach Munk am lateralen Rande des Scheitellappens und im ganzen Schläfelappen, beim Affen nimmt es nur den letzteren, der bei den Primaten stärker entwickelt ist, ein (*B* Fig. 60 und 61). Auch die schon früher von Ferrier mittelst der Reizmethode gewonnenen Resultate stimmen hiermit im allgemeinen überein; nur ist nach Ferrier das Gehörscentrum auf die obere Schläfenwindung beschränkt[1]). Die Zerstörung einer in der Mitte dieses Gebiets liegenden begrenzteren Sphäre *B'* (Fig. 60 *II*) soll nach Munk bei Erhaltung der umgebenden Theile nur die Wahrnehmung articulirter Laute aufheben, während völlige Taubheit erst nach der Entfernung der ganzen Region *B* eintrete.

Weit mehr gehen die Ansichten der experimentellen Beobachter über die Localisation des Tastsinns aus einander. Ferrier verlegt denselben in die Ammonshornregion (den gyrus hippocampi *H*, Fig. 63)[2]). Munk fand den Tastsinn, die Muskel- und Innervationsempfindungen regelmässig gestört, wenn Zerstörungen an den vorderen Rindenpartieen eingetreten waren. Auch hier sollen nach ihm den verschiedenen Theilen der äusseren Haut verschiedene Regionen der Gehirnoberfläche zugeordnet sein, während die Muskel- und Innervationsempfindungen immer in den nämlichen Gebieten dieser centralen Fühlsphäre vertreten seien, welchen die zugehörigen Tast- und wahrscheinlich auch Temperaturempfindungen entsprechen. Die Tast- und Bewegungsempfindungen des Auges verlegt Munk in eine Region, welche die Gesichtssphäre unmittelbar nach vorn begrenzt (*F*); ähnlich ist nach ihm das Lageverhältniss des Gefühlscentrums der Ohrregion zu der centralen Gehörsfläche. Nach vorn folgen dann nach einander die übrigen Centralgebiete des allgemeinen Gefühlssinnes: die Vorderbein-, Hinterbein- und Kopfregion (*C*, *D*, *E*), endlich die Nacken- und Rumpfregion (*H*, *J*).

Für Geruchs- und Geschmackssinn gelang es nicht an der Hirnoberfläche bestimmte Functionsgebiete aufzufinden. Die Vermuthung liegt daher

---

Affen in den hintern Theil der dritten Scheitelbogenwindung (P_3 Fig. 48, S. 85, *F* Fig. 62), auch gyrus angularis genannt. Ferrier stützt sich hierbei hauptsächlich auf elektrische Reizversuche, die an der genannten Stelle Bewegungen der Augen, der Augenlider und der Pupille auslösten (Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 156, 179f.). Wir sind hier den Angaben von Munk gefolgt, theils weil uns die Reizversuche ein minder sicheres Mittel zur Nachweisung sensorischer Gebiete zu sein scheinen, theils und vor allem aber desshalb, weil in neuerer Zeit die pathologische Beobachtung mehr und mehr im Sinne der Munk'schen Resultate ihre Stimme abzugeben scheint. Uebrigens weisen schon diese Widersprüche darauf hin, um wie vieles die über die Localisation der Sinnesempfindungen ermittelten Thatsachen an Sicherheit hinter den Ergebnissen hinsichtlich der motorischen Zone zurückstehen.

1) Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 158, 165 u. 187.

2) Ferrier a. a. O. S. 192.

nahe, dass sie, wie dies schon der Verlauf namentlich der Riechnervenfasern wahrscheinlich macht, an der dem Experiment beinahe unzugänglichen Gehirnbasis gelegen seien. In der That bezeichnet FERRIER die Hakenwindung (gyrus uncinatus *U* Fig. 63) als denjenigen Theil, dessen Läsion bei Thieren Störungen des Geruchs und Geschmacks herbeiführt[1]).

Die von MUNK für den Gefühlssinn in Anspruch genommenen Regionen fallen nun augenscheinlich zum Theil mit denjenigen Stellen zusammen, die wir oben als motorische kennen gelernt haben, wobei zugleich die letzteren fast durchgängig im Umkreis derjenigen Rindenregion gelegen sind, welche der zu den betreffenden Muskelgebieten gehörigen Gefühlssphäre entspricht. Um dies zu veranschaulichen, wurden auf die rechte Hälfte des in der oberen Ansicht abgebildeten Hundegehirns in Fig. 60 *I* die motorischen Stellen aus Fig. 58 (S. 136) übertragen. Hiernach fallen: der motorische Punkt für die Nackenmuskeln *a* in MUNK's Fühlsphäre des Nackens *H*, die motorischen Punkte *b* und *c* für die Vorderbeine in die Fühlsphäre derselben *D*; ebenso verhalten sich für die Hinterextremität *d* und *C*, für Muskulatur und Gefühlssinn des Auges *f* und *F*, die Centren des Facialis und der Kaumuskulatur *e* und *g* und die Gefühlsregion des Kopfes *E*. Der einzige Punkt, für welchen dieser Zusammenhang nicht zutrifft, ist das Rückencentrum *a'*, dessen Lage in der Fühlsphäre des Rumpfes *J* erwartet werden müsste. Ein solches Zusammentreffen würde nun an und für sich zwar ganz wohl denkbar sein, da die Tast- und Muskelempfindungen zu den willkürlichen Bewegungen in naher functioneller Beziehung stehen. Es sprechen aber gegen eine derartige räumliche Verbindung der Gefühls- und Bewegungscentren sehr entschieden die unten zu erwähnenden zahlreichen Beobachtungen am Menschen, in denen bei corticaler Bewegungslähmung der Tastsinn vollkommen intact gefunden wurde. Die Wahrscheinlichkeit ist daher eine sehr grosse, dass MUNK die nach der Beseitigung motorischer Centren auftretenden Bewegungsstörungen auf eine Gefühlslähmung bezogen hat. Da aber anderseits die von FERRIER für den Tast-, Geruchs- und Geschmackssinn in Anspruch genommenen Gebiete der Hirnbasis nur in sehr unvollkommener Weise dem vivisectorischen Eingriff zugänglich sind, so werden überhaupt die in Bezug auf die genannten drei Sinne erhaltenen experimentellen Ergebnisse noch als durchaus unsichere bezeichnet werden müssen. Wenn die Localisation des Seh- und Hörcentrums von etwas grösserer Sicherheit sein dürfte, so liegt übrigens die Ursache hiervon wesentlich darin, dass hier die Resultate durch die Beobachtungen am Menschen, zu denen wir jetzt übergehen, unterstützt werden.

---

1) FERRIER a. a. O. S. 200 f.

Die Störungen, die in Folge von Läsionen der **Grosshirnrinde** des **Menschen** zur Beobachtung kommen, können ebenfalls sowohl in Reizsymptomen wie in Ausfallssymptomen bestehen. Die ersteren, die bald als epileptiforme Zuckungen bald als hallucinatorische Erregungen der Sinnescentren auftreten, sind hier für die Frage der Localisation der Functionen schon desshalb in geringerem Masse verwerthbar, weil sie nur selten örtlich beschränkte Erkrankungen der Hirnrinde begleiten [1]. Auch die Ausfallssymptome sind von um so grösserem Werth, je beschränkter sie auftreten, und sie müssen überdies von der im Anfang der Störung selten fehlenden Beeinträchtigung umgebender Theile sowie von den später sich geltend machenden Erscheinungen der Wiederherstellung der Function sorgfältig gesondert werden [2]. Eine grosse Zahl von Beobachtungen, die unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse gesammelt sind, führt nun zu dem übereinstimmenden Ergebniss, dass die Stellen, durch deren Läsion **motorische** Lähmungen herbeigeführt werden, in einem verhältnissmässig kleinen Gebiet der Grosshirnrinde, nämlich in den **beiden Centralwindungen**, zu denen vielleicht noch die daran angrenzenden obersten Theile der drei Frontalwindungen hinzukommen, vereinigt sind [3]. Den Centralwindungen ist in dieser Beziehung die auf der Medianfläche sichtbare Uebergangswindung zwischen denselben, der sogenannte lobus paracentralis, zuzurechnen (*P* Fig. 63). Dagegen bleiben die Körperbewegungen vollkommen ungestört bei Zerstörungen der Rinde des Schläfe- und Hinterhauptslappens sowie der vordern Regionen des Stirnlappens. Die Lähmungen erfolgen fast immer gekreuzt, und sie bestehen in einer Aufhebung des Willenseinflusses auf die Muskeln, zu der sich später häufig dauernde Contracturen in Folge der Wirkung nicht gelähmter Muskeln hinzugesellen [4]. Auch wurde in mehreren Fällen bereits beobachtet, dass

---

1) Ueber local beschränkte irritative Bewegungserscheinungen mit bestimmter Gehirnlocalisation vgl. das Referat über HUGHLINGS JACKSON's u. A. Beobachtungen bei FERRIER, Die Localisation der Hirnerkrankungen, übers. von PIERSON. Braunschweig 1880, S. 108, und bei H. DE BOYER, Etudes cliniques sur les lésions corticales. Paris 1879, p. 109. Die pathologisch-anatomischen Befunde stehen in diesen Fällen in Bezug auf die Localisationsfragen in voller Uebereinstimmung mit den bei örtlich beschränkten Lähmungen erhaltenen Resultaten.

2) Vgl. über die hier erforderlichen Kriterien NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, Einleitung.

3) CHARCOT et PITRES, Revue mensuelle de méd. et de chir. 1877, 1878 und 1879. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 438 f. H. DE BOYER, Études cliniques sur les lésions corticales. Paris 1879. Der letztgenannte Autor hat zugleich durch eine sorgfältige Zusammenstellung solcher Rindenläsionen, bei denen keine motorische Störung beobachtet wurde, gezeigt, dass dieses in Bezug auf die Bewegung latente Gebiet mit der gesammten ausserhalb der motorischen Regionen gelegenen Rindenoberfläche zusammenfällt (a. a. O. p. 40—79).

4) In einer sehr kleinen Zahl von Fällen wurde ungekreuzte Lähmung beobachtet. Vgl. FERRIER, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 12 f. Es ist nicht unwahr-

nach dem Verlust einer Extremität, wenn derselbe eine längere Zeit bestanden hatte, eine secundäre Atrophie der nämlichen Gehirntheile eingetreten war[1]). Eine nähere Localisation in Bezug auf die einzelnen Muskelgebiete ist bis jetzt noch nicht vollständig gelungen. Weitaus die meisten Beobachtungen stimmen dahin überein, dass dem Facialis und Hypoglossus das untere, dem Arm das mittlere Drittel der beiden Centralwindungen, dem Bein dagegen das obere Drittel der hintern Centralwindung sowie das Paracentralläppchen entspricht. Ausserdem wurden aber bei Verletzungen des letzteren sowie des oberen Drittels der vordern Centralwindung und des ihr benachbarten Frontalgebiets Lähmungen beobachtet, die beide Extremitäten ergriffen hatten[2]). In Fig. 62 und 63 ist das ganze motorische Gebiet der Hirnoberfläche des Menschen durch quere Schraffirung ausgezeichnet, und es sind in Fig. 62 zugleich diejenigen einzelnen Centralfelder, die bis jetzt mit einiger Sicherheit zu trennen waren, durch die Buchstaben *A*, *B* und *C* angedeutet. Diese letzteren sind an Stellen angebracht, bei deren Verletzung eine isolirte Lähmung der betreffenden Muskelgruppen constatirt wurde, während Erkrankungen anderer Stellen, wie x, in der Regel combinirte Lähmungen herbeiführen. Aus der Lage der Stellen *A*, *B* und *C* geht zugleich hervor, dass einerseits Lähmung von Arm und Bein, sowie anderseits Lähmung von Arm und Antlitz leicht zusammen vorkommen können, dass aber nicht leicht Bein und Antlitz gelähmt sein werden, während der Arm frei bleibt, eine Schlussfolgerung, welche durch die pathologische Beobachtung vollkommen bestätigt

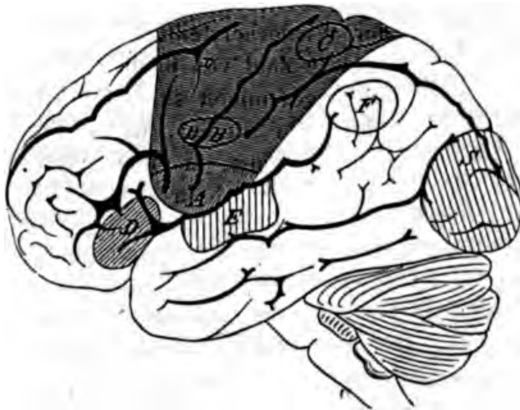


Fig. 62. Motorische Stellen und Sprachcentren von der Hirnoberfläche des Menschen (linke Hemisphäre). *A* Facialis- und Hypoglossusgebiet. *B* Armmuskulatur. *C* Beinmuskulatur. x Gebiet, dessen Verletzung Lähmung in den Ober- und Unterextremitäten herbeiführt. *D* Motorisches Sprachcentrum. *E* Sensorisches Sprachcentrum. *S* Lage des Sehcentrums nach pathologischen Beobachtungen von Huguenin u. A. *F* Lage des Sehcentrums nach Ferrier.

---

scheinlich, dass es sich hierbei um extreme Fälle jenes ungewöhnlichen Verlaufs der Pyramidenbahnen handelt, wie ihn Flechsig feststellte (vgl. oben S. 115 Anm. 2).

1) Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 77 u. 89.

2) Boyer a. a. O. p. 150.

wird[1]). Vergleicht man diese Ergebnisse mit den bei Thieren, zunächst beim Affen erhaltenen Versuchsresultaten, wie sie in Fig. 59 (S. 138) dargestellt sind, so lässt sich eine allgemeine Uebereinstimmung in der Lage der motorischen Stellen nicht verkennen. Ebenso ersieht man sofort, dass dieses motorische Rindengebiet der Ausbreitung der auf anatomischem Wege bis in die Centralwindungen zu verfolgenden Pyramidenbahnen entspricht, deren Anfänge in den motorischen Rückenmarkssträngen gelegen sind.

Viel unvollständiger ist es bis jetzt gelungen sensorische Centralherde in der Grosshirnrinde des Menschen nachzuweisen. Eine bis jetzt kleine Zahl von Beobachtungen, die aber zum Theil von grosser Zuverlässigkeit scheinen, spricht für die Localisation des Gesichtssinns in der Rinde des Occipitallappens, wobei jede Hirnhälfte der nasalen Hälfte der gegenüberliegenden und der temporalen der gleichseitigen Retina zugeordnet ist: eine ausgedehntere und rasch entstehende halbseitige Läsion des Occipitalhirns scheint daher eine Hemianopsie nach sich zu ziehen, die sich in Bezug auf ihre Ausbreitung völlig wie die beim Affen nach einseitigen Rindenzerstörungen beobachtete verhält[2]). Mit diesen Sehstörungen

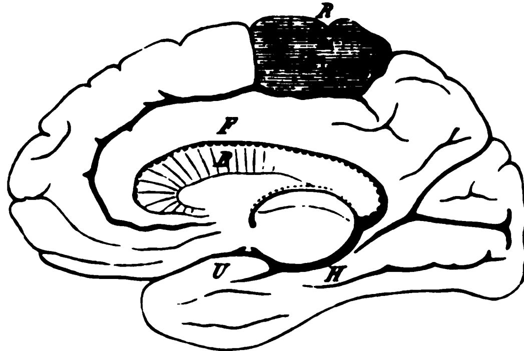


Fig. 63. Mediale Ansicht der rechten Hemisphäre. *R* Rolando'scher Spalt. *P* Paracentralläppchen, motorische Centren für das Bein und vielleicht auch für den Arm enthaltend. *F* Bogenwindung. *B* Balken, median durchschnitten. *H* Gyrus hippocampi, nach FERRIER die Centren für den Tastsinn enthaltend. *U* Gyrus uncinatus, nach FERRIER die Centren für Geruch und Geschmack enthaltend.

1) Bei corticalen hat man wie bei andern Lähmungen der Bewegung Erweiterung der Gefässe und in Folge dessen Erhöhung der Temperatur der gelähmten Theile beobachtet. Aehnliches ist bei Thieren nach Zerstörung der motorischen Zone von einigen Beobachtern gefunden worden. Man schliesst hieraus auf eine Endigung der vasomotorischen Fasern in der nämlichen Region. Vgl. hierüber LÉPINE, Les localisations dans les maladies cérébrales. Paris 1875. HITZIG, Med. Centralblatt 1876, No. 18. EULENBURG und LANDOIS, VIRCHOW's Archiv, Bd. 68, S. 245. KROEMER, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 36, S. 187. Auch Einwirkungen auf die Speichel- und die Schweisssecretion wurden bei Verletzungen oder Reizungen der motorischen Zone beobachtet. Vgl. BOCHEFONTAINE, Arch. de phys. 1876, p. 140. ADAMKIEWICZ, Verhandl. der Berliner physiol. Gesellsch. 1879—80, No. 5.

2) BAUMGARTEN, Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1878, S. 369. CURSCHMANN, Centralblatt für Augenheilkunde, Juni 1879. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 389. BOYER a. a. O. p. 175.

nach einseitiger Rindenerkrankung stehen einige Beobachtungen Huguenin's in Uebereinstimmung, welcher nach vieljähriger Erblindung des einen Auges eine Atrophie beider Hälften des Occipitalhirns beobachtete[1]).

Bei den Sehstörungen, die in Folge von Verletzungen des hier bezeichneten Rindengebietes beobachtet werden, scheint sich, abgesehen von den Wirkungen der eingetretenen partiellen Kreuzung der Opticusfasern, die centrale Sinnesfläche ähnlich wie die Netzhautfläche zu verhalten, so dass jedem Punkt der letzteren eine beschränkte Stelle der ersteren zugeordnet ist. In einer Anzahl anderer Fälle bieten sich jedoch hiervon wesentlich verschiedene Symptome dar: die Lichtempfindlichkeit ist in allen Punkten des Sehfeldes erhalten, aber theils ist die Unterscheidung der Farbeneindrücke, theils die Auffassung der Formen, theils die Wahrnehmung der Tiefenentfernung der Objecte gestört. Auch in diesen Fällen hat man zuweilen Erkrankungen des Occipitallappens gefunden, meistens jedoch waren dabei zugleich andere Theile des Gehirns, namentlich die Stirn- und Parietallappen, ergriffen[2]), und in einzelnen Beobachtungen waren sogar die letzteren allein der Sitz des Leidens, während sich die hinteren Partieen der Grosshirnrinde verhältnissmässig unversehrt zeigten[3]). Hiernach darf man wohl vermuthen, dass es sich hier — wie solches ohnehin der zugleich bestehende Allgemeinzustand annehmen lässt — um complicirtere Störungen handelte, an denen sehr verschiedene Gehirntheile, zuweilen vielleicht nicht einmal diejenigen, die den Retinaelementen entsprechen, sondern andere, in denen z. B. die Tast- und Bewegungsnerven des Auges vertreten sind, afficirt waren. In der That werden wir später sehen, dass die Bildung der Gesichtswahrnehmungen ein zusammengesetzter psychologischer Vorgang ist, welcher nothwendig auch die Mitwirkung zahlreicher und verschiedenartiger physiologischer Elemente voraussetzt[4]). Uebrigens darf schliesslich nicht verschwiegen werden, dass die Acten der pathologischen Untersuchung, namentlich aus älterer Zeit, zahlreiche Fälle enthalten, in denen mehr oder minder grosse Theile der Hinterlappen ergriffen waren, ohne dass Sehstörungen beobachtet wurden. Doch kommen hierbei zwei Umstände in Betracht: erstens können partielle Sehstörungen wegen der ergänzenden Thätigkeit des andern Auges unbeachtet bleiben, namentlich wenn es an genaueren Functionsprüfungen

---

1) Huguenin, Correspondenzblatt f. schweizer. Aerzte 1878, Nr. 22. In einem dieser Fälle war die Atrophie auf beiden Seiten gleich stark, im andern war sie auf der dem blinden Auge entgegengesetzten Seite stärker ausgebildet.

2) Vgl. die von Fürstner (Archiv f. Psychiatrie VIII, S. 162, IX, S. 90) und von Reinhard (ebend. S. 147) beschriebenen Fälle. Zu bemerken ist, dass es sich hierbei überall um Theilsymptome der progressiven Paralyse handelte.

3) Fürstner a. a. O. VIII, S. 171, 172. Reinhard ebend. IX, S. 156.

4) Vgl. die Lehre von den Gesichtsvorstellungen im III. Abschnitt.

fehlt; zweitens macht sich hier wie in allen andern Fällen partieller Rindenläsionen die Thatsache geltend, dass die Störungen allmälig sich ausgleichen, wahrscheinlich indem andere Rindengebiete ergänzend für die hinweggefallenen eintreten[1]).

Auf den nämlichen Umständen beruht es wohl, dass bis jetzt nur wenige genauere Beobachtungen gesammelt sind, die für die Localisation der übrigen Sinnesempfindungen sich verwerthen lassen. Zwar sind in einigen Fällen Störungen des Muskelsinns und der Hautsensibilität bei Affectionen des Scheitel- und Stirnlappens, also der Gegenden, welche unmittelbar die motorische Zone begrenzen, beobachtet worden[2]). Aber dem stehen andere Fälle gegenüber, in denen ausgebreitete Verletzungen der nämlichen Theile, wie es scheint, ohne jede nachweisbare Veränderung der Sensibilität vorkamen[3]), so dass wohl fernere Bestätigung abgewartet werden muss. Ebenso wenig sind beim Menschen centrale Sinnesflächen für den Geruchs- und Geschmackssinn sowie für den Gehörssinn bis jetzt nachgewiesen.

Um so umfangreicher sind die Beobachtungen, welche für bestimmte mit dem Gehörssinn nahe zusammenhängende Functionen, für die articulirten Sprachbewegungen und für die Auffassung der Sprachlaute, ein abgegrenztes Centralgebiet feststellen. Bei den centralen Sprachstörungen sind namentlich zwei Zustände aus einander zu halten, die zwar sehr häufig mit einander verbunden sind, aber doch auch bis zu einem gewissen Grade isolirt vorkommen können: die Aphasie, die Aufhebung oder Störung des Sprachvermögens, und die Worttaubheit, die Störung der Wortperception. Die Aphasie kann zugleich verbunden sein mit Aufhebung des Schreibvermögens, mit Agraphie, ebenso die Worttaubheit mit Unvermögen die Schriftbilder der Worte zu verstehen, mit Wortblindheit[4]). Alle diese Erscheinungen documentiren sich

1) Einige Fälle aus neuerer Zeit, die der Localisation des Gesichtssinns im Occipitalhirn widersprechen, sind von Ferrier gesammelt worden, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 126 f. Ferrier selbst verlegt, wie wir oben (S. 141 Anm.) sahen, nach seinen Versuchen an Affen das Sehcentrum in die dritte Scheitelbogenwindung (gyrus angularis). Pathologische Beobachtungen stehen jedoch dieser Annahme nicht zur Seite, da die von Ferrier (a. a. O. S. 141) angeführten Fälle auf eine bestimmte Localisation nicht schliessen lassen. In Bezug auf die Hemianopsie sind Charcot und Ferrier der Meinung, dass sie stets von subcorticalen Verletzungen des Gehirns herrühre, während corticale Störungen stets Erblindung auf der entgegengesetzten Seite bedingen sollen. Sie stützen sich dabei aber auf die in Bezug auf ihre pathologisch-anatomischen Grundlagen noch höchst unsicheren Fälle hysterischer Epilepsie. Vgl. Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 124

2) Pick und Kahlert, Beiträge zur Pathologie und patholog. Anatomie des Centralnervensystems. Leipzig 1879, S. 50 f. Senator, Med. Centralblatt 1879, S. 700. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 463 f.

3) Vgl. die Zusammenstellung bei Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 135 f.

4) Kussmaul, Störungen der Sprache. (Ziemssen's Handb. der spec. Pathologie u. Therapie. Bd. XII, Anhang.) Leipzig 1877, S. 102.

dadurch, dass bei ihnen die Sinnesempfindungen und die einfachen motorischen Functionen vollständig erhalten sein können, gegenüber den bisher besprochenen pathologischen Leitungshemmungen als complicirtere Störungen, bei deren Zustandekommen ohne Zweifel intracentrale Bahnen in vorwiegendem Masse betheiligt sind. Als dasjenige Rindengebiet, an dessen Erhaltung diese centralen Sprachfunctionen gebunden sind, ist mit Sicherheit die am menschlichen Gehirn in so charakteristischer Weise entwickelte Region an der vorderen und unteren Grenze der Sylvischen Spalte nachgewiesen, wozu nach mehreren Beobachtungen noch das Gebiet des Insellappens zu rechnen ist [1]. In weitaus der grössten Mehrzahl der Fälle ist die Sprachstörung eine Folge linksseitiger centraler Erkrankungen und daher wegen der Kreuzung der motorischen und sensorischen Leitungsbahnen mit rechtseitiger Hemiplegie und Hemianästhesie verbunden; dagegen können rechtseitige Läsionen der angegebenen Centraltheile völlig symptomlos verlaufen [2]. Die seltenen Fälle, in denen Krankheitsherde auf der rechten Seite des Gehirns mit Sprachstörungen verbunden sind, scheinen regelmässig bei linkshandigen Menschen vorzukommen, so dass diejenige Hirnhälfte, deren Function überhaupt überwiegt, auch der ganz oder fast ausschliessliche Sitz der centralen Sprachfunctionen zu sein scheint [3]. Uebrigens beobachtet man hier, wie bei allen centralen Störungen von beschränkterem Umfang, dass nach längerer Zeit die Function sich wieder herstellt, auch wenn die ursprüngliche Ursache der Störung fortbesteht; es liegt die Vermuthung nahe, dass in solchen Fällen die zuvor ungeübte unversehrt gebliebene Hirnhälfte die Stellvertretung übernommen habe, ähnlich wie nach dem Verlust der rechten Hand die linke auf mechanische Fertigkeiten sich einübt.

Da die Störungen, welche nach dem Verlust der oben angegebenen Regionen der Hirnrinde eintreten, zusammengesetzter Natur sind, und da bei beschränkteren Verletzungen einzelne Ausfallssymptome, wie z. B. die Worttaubheit und Agraphie einerseits, die eigentliche Aphasie anderseits, bis zu einem gewissen Grade isolirt bestehen können, so ist zu schliessen, dass jenes Rindengebiet der Sprache wieder in mehrere Untergebiete zerfallen werde. Bis jetzt hat sich aber in dieser Beziehung nur eine Thatsache mit ziemlicher Sicherheit ergeben: während die eigentliche Aphasie durchaus an Läsionen der dritten Stirnwindung gebunden ist, scheint das Symptom der Worttaubheit nur dann vorzukommen, wenn die gegen-

1) Vgl. die ausführliche Erörterung der Beobachtungen von Bouillaud, Broca u. A. bei Kussmaul a. a. O. S. 132 f., und in Bezug auf die Betheiligung der Insel de Boyer a. a. O., p. 93, 99.

2) So hat z. B. Trousseau auf 125 Fälle von Aphasie mit rechtseitiger Hemiplegie nur 10 mit linksseitiger gesammelt. Meissner's Jahresber. f. Physiol. 1867, S. 532.

3) Ogle, Medico-chirurg. transact. vol. 54, 1871, p. 279.

überliegende erste Temporalwindung ergriffen ist[1]). Beide Gebiete sind in Fig. 62 mit *D* und *E* bezeichnet. Einen näheren Aufschluss über die Leitungssysteme, welche in dem Rindengebiet der Sprache mit einander verbunden sind, besitzen wir nicht. Wir können nur aus der complicirten Natur der Sprachfunction- und aus der Beobachtung, dass sowohl die Schallempfindung wie die motorische Innervation als solche bei den aphatischen Zuständen ungestört bleiben, mit grösster Wahrscheinlichkeit schliessen, dass in jenem centralen Sprachfeld weder die nächste Endigung der Acusticusfasern noch der motorischen Nervenfasern der Sprachmuskulatur sich findet, für welche letzteren dies ausserdem durch die anderweitigen Beobachtungen über die Lage der motorischen Gebiete in den beiden Centralwindungen bestätigt wird. Vielmehr werden wir annehmen dürfen, dass das sensorische Sprachcentrum erst durch eine intracentrale Bahn mit dem Rindengebiet des Acusticus, und dass das motorische Sprachcentrum durch eine ebensolche mit dem Rindengebiet der unmittelbaren Innervation der Sprachmuskeln verbunden ist. Bei den innigen Wechselbeziehungen, die zwischen Schriftbild und Lautbild und wieder zwischen jedem derselben und den motorischen Functionen des Sprechens und Schreibens sich finden, ist ausserdem wohl die Annahme geboten, dass in ähnlicher Weise wie den Rindenfeldern des Acusticus und der Sprachmuskeln, so auch denjenigen des Sehnerven und der beim Schreiben in Thätigkeit gesetzten Muskulatur besondere Centren innerhalb des allgemeinen centralen Sprachgebietes entsprechen, und dass alle diese Centren wieder in wechselseitiger Verbindung mit einander stehen. Selbstverständlich kann aber an eine Nachweisung der hier vorausgesetzten centralen Leitungsbahnen noch nicht gedacht werden, und es ist daher höchstens möglich auf der Grundlage der verschiedenen Formen centraler Sprachstörung ein hypothetisches Schema der verschiedenen Centren und ihrer Verbindungen zu entwerfen[2]).

Vergleichen wir die sämmtlichen Ergebnisse, welche die pathologische Beobachtung über die Beziehung der Grosshirnrinde zu den einzelnen Leitungssystemen geliefert hat, mit den aus den Thierversuchen gewonnenen Resultaten, so lässt sich nicht verkennen, dass namentlich in Bezug auf die einigermassen sichergestellten Thatsachen auf beiden Wegen ein hoher Grad von Uebereinstimmung erzielt ist. So ist vor allen Dingen für die Centralherde der unmittelbaren motorischen Innervation bei Menschen und Thieren eine im allgemeinen übereinstimmende Lage nachgewiesen. Insbesondere beim Menschen und Affen sind alle oder fast

1) Wernicke, Der aphatische Symptomencomplex. Breslau 1874. Kahler und Pick, Beiträge, S. 24 u. 182.
2) Vgl. hierzu Cap. V, No. 6.

alle motorischen Punkte in den Centralwindungen in ähnlicher Reihenfolge angeordnet. Das nämliche gilt einigermassen, obgleich hier auf beiden Seiten die Beobachtungen minder zahlreich sind und zum Theil noch Widerspruch finden, in Bezug auf die Localisation der Gesichtsempfindungen in den Occipitallappen, wo namentlich auch die Zuordnung der Rindenpartieen zu den verschiedenen Theilen der beiden Netzhäute durchaus den im Chiasma der Sehnerven bestehenden Kreuzungsverhältnissen entspricht. Viel lückenhafter sind die Beobachtungen über die übrigen centralen Sinnesgebiete. So ist ein centrales Acusticusgebiet für den Menschen überhaupt nicht nachgewiesen; nur für das bei der Sprachfunction betheiligte Centrum der Wortperception ist mit grosser Wahrscheinlichkeit die erste Temporalwindung gefunden. Bei Thieren liegt nach den in diesem Fall übereinstimmenden Beobachtungen von Ferrier und Munk das Acusticuscentrum in den hinteren Partieen des Schläfelappens, an der Grenze jenes sensorischen Sprachcentrums beim Menschen. Auch die pathologische Beobachtung wird daher zunächst in der nämlichen Gegend nach der Sinnesfläche des Hörnerven zu suchen haben. In der That fand Huguenin in einem Fall lang bestandener Taubheit eine Atrophie des Schläfelappens der entgegengesetzten Seite, besonders der ersten Windung[1]. In Bezug auf die Tast- und Muskelempfindungen stimmen die Beobachtungen von Munk mit einigen pathologischen Fällen insoweit überein, als beide eine den zugehörigen Bewegungen unmittelbar benachbarte Localisation der Empfindungen wahrscheinlich machen. Aber auf physiologischer wie auf pathologischer Seite stehen diesem Ergebniss noch widerstreitende Angaben gegenüber, daher dieser Punkt weiterer Untersuchungen bedarf. Ebenso ist die Localisation der Geruchs- und Geschmacksempfindungen an irgend welchen Stellen der Gehirnbasis eine zwar aus anatomischen Gründen wahrscheinliche, aber noch der directen Bestätigung bedürfende Annahme. Die Untersuchung der Aphasie und der mit ihr verwandten Zustände lassen endlich keinen Zweifel, dass in der Grosshirnrinde complicirtere Centren vorkommen, welche wahrscheinlich Knotenpunkte intracentraler Bahnen darstellen, und nach deren Ausfall daher nicht einfache Muskel- oder Empfindungslähmungen sondern zusammengesetzte Störungen eintreten. Diese höheren Centren nehmen offenbar in der Grosshirnrinde des Menschen einen weit grösseren Raum ein als in derjenigen der Thiere, in welcher die unmittelbaren Centralherde der Sinnesempfindungen und Muskelbewegungen zu überwiegen scheinen.

Werfen wir schliesslich von den durch die functionelle Prüfung ge-

1) Huguenin, Correspondenzblatt f. schweizerische Aerzte 1878, Nr. 22.

wonnenen Ergebnissen aus einen Blick auf die anatomische Untersuchung der Grosshirnrinde, so ist diese, wie schon Eingangs bemerkt wurde, aus nahe liegenden Gründen mehr noch als bei den Leitungssystemen der vorangegangenen Hirnabtheilungen hinter den Resultaten der physiologischen und pathologischen Forschung zurückgeblieben. Wenn aber auch von einer Verfolgung der einzelnen Leitungswege bis zu ihren Endigungen in der Grosshirnrinde höchstens bei der in die beiden Centralwindungen ausstrahlenden Bahn, die aus den Pyramiden herstammt, die Rede sein kann, so lässt sich doch nicht verkennen, dass wenigstens die allgemeinen Umrisse des Structurbildes, welches die makro- und mikroskopische Zergliederung des Hirnmantels gewährt, mit den Resultaten der functionellen Prüfung in voller Uebereinstimmung sind. Während die Ausstrahlungen des Stabkranzes in die Hirnrinde eintreten, werden sie überall, ausgenommen in der Occipitalgegend (Fig. 57, vgl. a. Fig. 39 und 40, S. 72 und 74), durchkreuzt von den Fasern des Balkens, welche ebenfalls ihre Richtung gegen die Hirnrinde nehmen, indem sie sich in beiden Hemisphären symmetrisch vertheilen. Die Balkenfasern bilden daher eine Leitungsbahn, die einander entsprechende Rindenpartieen beider Hirnhälften vereinigt. Diese Verbindung findet, wie schon die bedeutende Zunahme des Balkenquerschnitts von vorn nach hinten vermuthen lässt, hauptsächlich zwischen den Rindenpartieen der Occipitalregion statt, daher auch mangelhafte Entwicklung des Balkens, wie sie bei Mikrocephalen beobachtet wird, vorzugsweise von Verkümmerung der Hinterhauptslappen begleitet ist[1]). Ausserdem ziehen von Windung zu Windung bogenförmige Faserbündel, welche die Rindenoberfläche je zweier benachbarter Windungen zu verbinden scheinen (*fa* Fig. 40)[2]). Einige längere Bündel ähnlicher Art sind endlich zwischen gewissen entfernteren Rindengebieten jeder Hemisphäre ausgespannt: ein solcher Faserzug verbindet den Stirn- und Schläfelappen, ein anderer die Hinterhauptsspitze mit der Schläfe[3]). Demnach begegnen sich in der Grosshirnrinde drei Systeme von Fasern: 1) Stabkranzfasern als Fortsetzungen der aufsteigenden Leitungsbahnen, 2) Commissurenfasern als Leitungsbahnen zwischen correspondirenden Rindenprovinzen beider Hemisphären, und 3) Bogenfasern: mit diesem Namen wollen wir alle jene Faserzüge belegen, welche eine Leitungsbahn zwischen verschiedenen Provinzen der nämlichen Hirnhälfte herstellen. Sie zerfallen wieder in Windungs-

1) J. Sander, Griesinger's Archiv f. Psychiatrie, I, S. 299. Bischoff, Abhandl. d. bayr. Akad. 1872, S. 171.
2) Fibrae arcuatae Arnold, fibrae propriae Gratiolet.
3) Der erste wird als fasciculus uncinatus, der zweite als fasciculus longitudinalis bezeichnet.

fasern, welche benachbarte Windungen verbinden, und in Associationsfasern, welche zwischen entfernteren Rindengebieten einer Hemisphäre verlaufen [1]).

Diese sämmtlichen Fasersysteme treten ein in die graue Substanz der Grosshirnrinde [2]). Sie enthält als vorwiegenden Bestandtheil mehrere Lagen von Nervenzellen, welche sowohl gegen den Markkern wie gegen die Oberfläche der Rinde in Faserausläufer übergehen und in eine Grundsubstanz eingebettet sind, die gegen die Rindenoberfläche mehr und mehr dem Bindegewebe verwandt wird, bis sie an der Oberfläche selbst in die bindegewebige Gefässhaut übergeht. In der oberflächlichen Schichte dieser Grundsubstanz (*1* Fig. 64) sind neben Bindegewebszellen nur spärliche und unregelmässig gestaltete Nervenkörper zu finden. Weiter nach innen werden diese zahlreicher und nehmen allmälig eine regelmässigere, pyramidale Form an (*2*). Je weiter man nach innen geht, um so mehr wächst die Grösse der pyramidalen Zellen, während zugleich ihre Zahl abnimmt. Die grösseren Pyramiden besitzen eine fast constante Form (*3—4*). Jede ist nämlich mit ihrer Basis nach innen gegen das Mark, mit ihrer Spitze nach aussen gegen die Oberfläche gerichtet; ihr breitester Fortsatz geht von der Spitze der Pyramide ab und ist nach aussen [3]), ein schmälerer, meist kurz abreissender, von der Mitte der Basis nach innen gekehrt [4]). Ausserdem entsendet jede Zelle einige seitliche Fortsätze, welche meistens näher der Basis als der Spitze gelegen sind [5]). Der mittlere Basalfortsatz besitzt, da er ungetheilt bleibt und in der Mitte der Zelle zu entspringen scheint, wahrscheinlich den Charakter eines Axenfortsatzes und geht als solcher unmittelbar in eine Nervenfaser über [6]). Alle andern Fortsätze verästeln sich und lösen sich auf diese Weise schliesslich in ein äusserst feines Terminalnetz auf. Aus dem letzteren sammeln sich dann wieder Nervenfasern, welche zunächst ebenfalls netzförmig angeordnet sind, daher man in der grauen Rinde neben dem feineren ein gröberes Netz aus markhaltigen Fasern unterscheiden kann [7]). Zwischen den Pyramiden sind rundliche den Lymphkörpern gleichende Zellen in die Grundsubstanz eingestreut. Nach innen hören die Pyramidenzellen, nachdem sie

---

1) Beide fasst Meynert zusammen in seinem Associationssystem (Stricker's Gewebelehre S. 692).

2) R. Arndt, Archiv f. mikroskop. Anatomie II, S. 441, IV, S. 407, V, S. 317, VII, S. 178; Archiv f. Psychiatrie III, S. 467. Meynert, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie I, S. 97, 198, II, S. 88. Henle, System. Anatomie III, 2. S. 268. Rindfleisch, Archiv f. mikr. Anat. VIII, S. 453. Gerlach, Med. Centralblatt 1872, S. 273. Butzke, Archiv f. Psychiatrie, III, S. 575.

3) Spitzenfortsatz Meynert, Hauptfortsatz Arndt.

4) Mittlerer Basalfortsatz Meynert.

5) Seitliche Basalfortsätze Meynert.

6) Butzke a. a. O. 7) Gerlach a. a. O.

ihre bedeutendste Grösse erreicht und zugleich eine dichtere Lage gebildet haben, plötzlich auf. Es folgen nun auf sie wieder kleinere unregelmässig geformte Nervenzellen (*4*), welche sich allmälig mit ihrem längsten Durchmesser vorwiegend der Quere nach stellen und zum Theil eine spindelförmige Gestalt besitzen (*5*). Zwischen diesen kleineren Zellen laufen Nervenfaserbündel, die sich augenscheinlich theils aus den Fortsätzen der Pyramidenzellen theils aus dem Terminalnetz gesammelt haben, nach innen [1]. Nicht in allen Theilen der Rinde sind diese verschiedenen Zellenformen gleichförmig verbreitet. Die pyramidalen sind am zahlreichsten an der freien Oberfläche der Windungen, sie verschwinden fast ganz in der Tiefe der Furchen, wo dagegen die kleineren quer gestellten Zellen der inneren

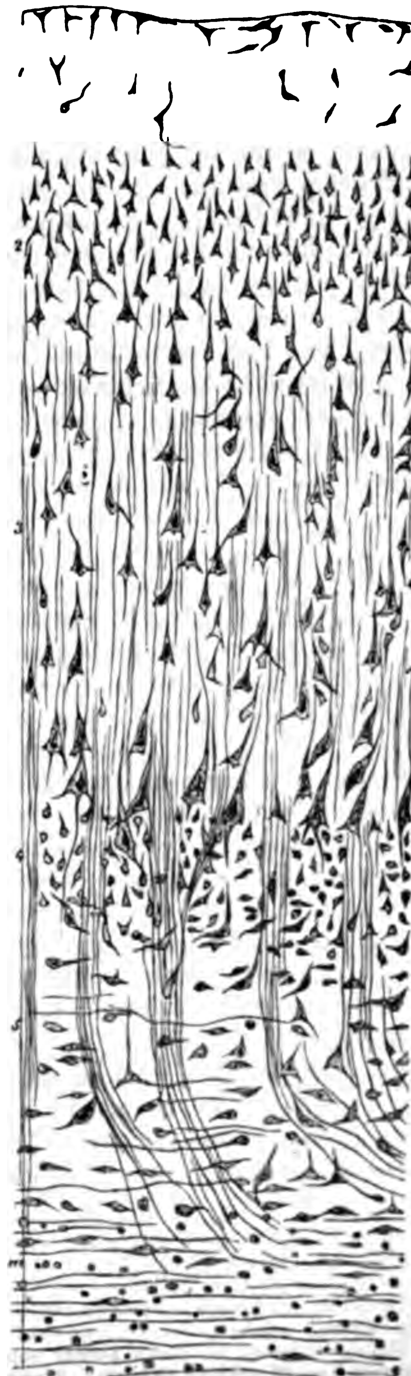


Fig. 64. Querschnitt durch die Rinde des Frontalhirns vom Menschen, 100-fach vergr., nach Meynert. *1* Aeussere Neurogliaschicht. *2* Schichte der kleinen pyramidalen Rindenzellen. *3* Schichte der grossen Pyramidenzellen. *4* Schichte der unregelmässigen Rindenkörper (grossentheils aus lymphkörperähnlichen Gebilden bestehend). *5* Schichte der spindelförmigen Zellen. *m* Markleiste (Grenzschichte gegen den Markkern).

[1] Die Vormauer (Claustrum), welche von den älteren Anatomen zu den Ganglienkernen des Gehirns gerechnet wurde, weil sie sich äusserlich dem Linsenkern anschliesst, ist nach Meynert bloss eine ungewöhnlich starke Anhäufung dieser inneren Zellenlage, die Meynert ebendesshalb als Vormauerformation bezeichnet. Ebenso verhält es sich mit dem nach unten von der Vormauer nahe bei der Rinde der Hakenwindung gelegenen Mandelkern (amygdala). (Meynert a. a. O. S. 710.)

Lage an Zahl zunehmen. Entsprechend sieht man die Stabkranzbündel nur in die nach aussen convexen Theile der Wülste eintreten, während in den dazwischen liegenden Furchen unmittelbar unter der Rinde jene Bogenfasern liegen, welche von einer Windung zur andern ziehen. Auch in den verschiedenen Provinzen der Hirnoberfläche ist die Structur der Rinde keine ganz gleichförmige. Namentlich abweichend verhalten sich einerseits die Randwülste der medialen Fläche des Hinterlappens und anderseits die Centralwindungen sowie der Ueberzug der Hakenwindung und des Ammonshorns. An der ersteren Stelle sind nur spärliche Pyramidenzellen zu finden, während die Formation der kleinen unregelmässigen Zellen und lymphkörperähnlichen Gebilde überwiegt. Umgekehrt erreichen in der Rinde der Centralwindungen, namentlich der vorderen, einzelne Pyramidenzellen eine ungewöhnliche Grösse; ebensolche sogenannte Riesenpyramiden sind bei Thieren an der Stelle der motorischen Felder nachgewiesen [1]). Auch die Hakenwindung und das Ammonshorn enthalten grosse Pyramidalzellen, die hier in mehrfacher Lage gehäuft sind [2]). Den in seiner Structur bedeutend abweichenden Ueberzug des Riechkolbens zählt man meistens nicht der eigentlichen Hirnrinde, sondern den Sinnesflächen zu. Als vorwiegende Bestandtheile findet man kleinere Nervenzellen, welche den Elementen in den Körnerschichten der Retina gleichen und wahrscheinlich in den Verlauf der Riechnervenfasern eingeschaltet sind [3]).

Die regelmässige Anordnung der aus den Pyramidalzellen entspringenden Fortsätze legt die Annahme nahe, dass dieselben zu den verschiedenen in der Rinde sich begegnenden Leitungsbahnen in Beziehung stehen. Die nach innen gerichteten basalen Fortsätze gehen wahrscheinlich unmittelbar in jene Faserbündel über, welche zum Stabkranz zusammenfliessen; für den Zusammenhang der Stabkranzfasern mit den Pyramidenzellen spricht auch das gleichzeitige Verschwinden beider in der Tiefe der Randwülste. Ueber die Verbindung der übrigen Fortsätze mit bestimmten Fasersystemen lässt sich, da hier die Vermittlung erst durch das Terminalnetz stattfindet, kaum eine Vermuthung aussprechen. Möglicherweise bildet das Terminalnetz den gemeinsamen Ursprungsort einerseits für alle aus Pyramidalzellen entspringenden Protoplasmafortsätze, anderseits für die Commissuren-, Windungs- und Associationsfasern. Ob auch Stabkranzfasern aus demselben

1) Betz, Centralblatt für die med. Wissensch. 1874, S. 578, 595.

2) Die Schichte der Pyramidalzellen bezeichnet darum Meynert allgemein als Ammonshornformation (S. 707, 711).

3) An der Oberfläche des bulbus olfactorius bilden diese Körner eine Lage knäuelförmig aufgerollter Gebilde, welche dadurch zu entstehen scheinen, dass die Olfactoriusfasern an dieser Stelle, während sie durch Körner unterbrochen sind, einen knäuelförmig verschlungenen Verlauf nehmen (Meynert, Stricker's Gewebelehre S. 716).

hervorgehen, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Die übrigen Zellen der Hirnrinde haben, so weit sie nicht jugendliche Zustände der grossen Pyramidalzellen sind, wahrscheinlich eine mehr secundäre Bedeutung, indem sie theils Knotenpunkte des Endfasernetzes darstellen theils die Richtungsänderung bestimmter Faserzüge vermitteln. Letzteres gilt namentlich von den quer gestellten Zellen der inneren Schichte, welche durch ihr Vorkommen in der Tiefe der Randwülste auf eine Beziehung zu den Bogenfasern hinweisen [1]).

Man wird kaum umhin können in den mannigfachen Verbindungsfasern getrennter Rindengebiete, welche neben den Ausstrahlungen des Stabkranzes den Mantel des grossen Gehirns bilden, Leitungsbahnen zu sehen, die bestimmt sind verschiedene Theile der Hirnrinde zu combinirter Function zu vereinigen. So werden die Commissurenfasern vermuthlich der gleichzeitigen oder successiven Function entsprechender Rindentheile beider Hemisphären dienen, die Associationsfasern werden disparate Endorgane der Hirnrinde, die Windungsfasern die unmittelbar sich berührenden Rindentheile zu gemeinschaftlicher Wirksamkeit verbinden. Ausserdem ist wohl die Vermuthung gerechtfertigt, dass mit Hülfe solcher Verbindungsfasern die Functionsstörungen, welche nach partiellen Gewebszertrümmerungen der Hirnrinde eintreten, allmälig sich ausgleichen, indem andere Elemente die Function der hinweggefallenen übernehmen. So bestätigt die Structur des Hirnmantels durchgängig die Anschauung, zu welcher die physiologischen Thatsachen drängen: die Grosshirnrinde erscheint gewissermassen als Spiegelbild der peripherischen Körpertheile, nur darin wesentlich verschieden von den letzteren, dass in ihr die Vertretungen der einzelnen Empfindungs- und Bewegungsorgane in der mannigfaltigsten Weise, ihren functionellen Beziehungen entsprechend, unter einander verbunden sind.

Bei der oben gegebenen Zusammenstellung der über die Leitungssysteme der Grosshirnrinde bis jetzt gewonnenen Ergebnisse ist mit Rücksicht auf die Schwierigkeiten der Untersuchung der Grundsatz befolgt worden, dass nur diejenigen Thatsachen als einigermassen sichergestellt betrachtet werden dürfen, welche entweder von mehreren Beobachtern bestätigt sind, oder in Bezug auf welche die auf verschiedenen Wegen gewonnenen Resultate übereinstimmen. Die nämlichen Rücksichten sind bei der Deutung der Erscheinungen massgebend gewesen. Es darf nun aber nicht verschwiegen werden, dass in Bezug auf

1) Die Grössezunahme der Pyramidalzellen von aussen nach innen legt den Gedanken nahe, dass dieselben fortwährend von der Oberfläche der Rinde aus, also von den Orten, wo durch die Gefässhaut der Blutzufluss stattfindet, sich erneuern. Die verschiedenen Schichten der Pyramidalzellen werden dann ebenso viele Zellengenerationen bedeuten, so dass hier jener Vorgang des Untergangs und der Erneuerung, dem alle Elementartheile unterworfen sind, gleichsam vor unsern Augen sich zu vollziehen scheint.

die letztere namentlich zwischen den verschiedenen physiologischen Beobachtern nicht unerhebliche Differenzen bestehen. So ist gegen die Reizversuche an den motorischen Rindenstellen von HERMANN [1]) eingewandt worden, dass bei ihnen möglicherweise durch Stromschleifen auf tiefer liegende Theile Täuschungen stattfinden könnten. Hierfür findet HERMANN eine Bestätigung darin, dass nach Zerstörung der Rinde bis in ziemlich beträchtliche Tiefe noch die Reizerfolge eintreten. Letzteres haben auch CARVILLE und DURET [2]) bemerkt, welche überdies nachwiesen, dass noch nach der Zerstörung des corpus striatum die Reizsymptome erhalten bleiben. Gegen die Annahme von Stromesschleifen spricht aber zum Theil schon, wie auch die letzteren Autoren bemerken, die locale Beschränkung der durch schwache Reize erregbaren Gebiete, und anderseits ist es wohl verständlich, dass noch auf eine gewisse Strecke die an einer Rindenstelle endigenden motorischen Stabkranzfasern mit dem Reiz in die Tiefe verfolgt werden können. Ausserdem treten den Reizerscheinungen die Ausfallssymptome, die nach der Exstirpation der motorischen Stellen eintreten, ergänzend zur Seite. Nun haben freilich die letzteren selbst wieder eine abweichende Deutung erfahren, indem man die Störungen der Bewegung auf eine Störung der Tastempfindlichkeit bezog, und also in den betreffenden Stellen sensorische Gebiete vermuthete. Diese Annahme ist zuerst von SCHIFF [3]) ausgesprochen worden, welchem sich dann HERMANN MUNK [4]) auf Grund seiner Exstirpationsversuche anschloss. Von SCHIFF wurde namentlich hervorgehoben, dass die Reizbewegungen in der Aether- und Chloroformnarkose nicht eintreten. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass gerade diese Anästhetika (verschieden von dem Morphium) auch auf die motorische Nervensubstanz einwirken, während anderseits die Reizsymptome bei der Erregung sensorischer Rindenstellen sich meistens deutlich unterscheiden, so dass FERRIER [5]) sich sogar der Reizung als diagnostischen Hülfsmittels für diesen Fall bedienen konnte, ein Verfahren, welches allerdings nur unter sorgfältiger Zuhülfenahme der Ausfallssymptome verwerthbar ist. MUNK ist zu seiner Annahme durch die Beobachtung geführt worden, dass umfangreiche Rindenzerstörungen in den vorderen Hirntheilen Anästhesie im Gefolge haben. Doch würde dies, wie schon oben bemerkt wurde, noch nicht beweisen, dass nicht in denselben Regionen, in unmittelbarer Nachbarschaft der Vertretungen für den Gefühlssinn, die den gleichen Körpertheilen zugehörigen motorischen Stellen gelegen sein sollten. In der That scheint sich MUNK's eigene Ansicht kaum wesentlich hiervon zu entfernen. Er polemisirt dagegen, dass man den »Willen« localisire, da wir in uns nur eine Bewegungsvorstellung wahrnehmen. Selbstverständlich fällt die Frage, was der Wille sei, nicht der physiologischen sond· der psychologischen Untersuchung anheim. Die erstere hat nur zu ermitteln, von welchen Stellen unseres Gehirns aus motorische Erregungen geschehen. Hier kann nun aber nach den pathologischen Erfahrungen kein Zweifel sein, dass beim Menschen motorische Erregungen von automatischem Charakter an die Erhaltung bestimmter Rindengebiete in den Centralwindungen gebunden sind. Da nun bei Thieren jene Stellen, welche wir als

1) PFLÜGER's Archiv f. Physiologie Bd. 10, S. 77.
2) Arch. de physiol. normale et pathol. 1875, p. 352.
3) Archiv f. experim. Pathologie III, 1874, S. 171.
4) DU BOIS-REYMOND's Archiv f. Physiol. 1878, S. 171.
5) Die Functionen des Gehirns, S. 161 f.

motorische deuteten, eine im Ganzen entsprechende Lage besitzen und überdies die Reizungs- und Ausfallserscheinungen in allen wesentlichen Punkten dem gleichen, was man in den analogen Fällen beim Menschen beobachtet, so kann die Berechtigung jener Deutung kaum zweifelhaft sein. Es muss übrigens hier schon darauf hingewiesen werden, dass man ebenso wenig das Recht hat von einer »Localisation des Willens« in der motorischen Region der Hirnrinde zu reden, wie man die dritte Stirnwindung und ihre Umgebung als den Sitz des »Sprachvermögens« betrachten darf. Niemand wird, weil die Herausnahme einer Schraube ein Uhrwerk zum Stillstande bringt, behaupten, diese Schraube halte die Uhr im Gang. Der Wille ist eine Function, welche mannigfache psychologische und darum wohl auch physiologische Vorbedingungen, insbesondere auch Empfindungen voraussetzt. Die Annahme, dass eine solche complexe Function an einzelne Elemente gebunden sei, ist im äussersten Grade unwahrscheinlich. Auch folgt ja aus den Beobachtungen nur dies, dass diejenigen Stellen der Hirnrinde, welche wir als motorische ansprechen, Uebergangsglieder enthalten, welche für die Ueberleitung der Willensimpulse in die motorischen Nervenbahnen unerlässlich sind. Die anatomischen Thatsachen machen es überdies sehr wahrscheinlich, dass in jenen motorischen Stellen die nächsten Uebergangsglieder aus der Hirnrinde in die centralen Leitungsbahnen gelegen sind.

Auf die grossen Abweichungen, die noch bezüglich der Lage sensorischer Stellen zwischen den Angaben verschiedener Beobachter bestehen, wurde oben schon hingewiesen. Die auf anatomischem Weg gewonnene Vermuthung Meynert's, dass der Occipitallappen die Endigungen der Tastnerven enthalte[1], ist wohl allgemein verlassen, da hier physiologische und pathologische Thatsachen in gleicher Weise auf weiter nach vorn gelegene Hirntheile hinweisen, deren Gebiet aber namentlich gegenüber den motorischen Centren noch nicht hinreichend sicher begrenzt ist. Dagegen ist durch die Erscheinungen der Hemianopsie bei beiderseitigen Läsionen und der secundären Atrophie bei Verlust eines Auges die Rinde des Occipitallappens wahrscheinlich als centrale Sehfläche anzuerkennen. Immerhin bleiben auch hier einige Punkte noch der näheren Aufklärung bedürftig: so namentlich die Frage, ob an diese centrale Sehfläche oder an gewisse Theile derselben zugleich diejenigen physiologischen Functionen gebunden sind, welche bei der Bildung der Gesichts**wahrnehmungen** wirksam werden, oder ob bei der letzteren die Mithülfe anderer Centraltheile erforderlich ist. Beobachtungen am Menschen, deren wir oben erwähnten, sowie die physiologische Analyse der Wahrnehmungsvorgänge sprechen entschieden für die letztere Ansicht. Dagegen hat Munk die nämliche Stelle der Occipitalrinde, welche er namentlich in seinen späteren Versuchen als zugehörig der Centralgrube der Netzhaut erkannte, **zugleich** als diejenige bezeichnet, an welche die Aufbewahrung der Erinnerungsbilder gebunden sei, und er bezieht daher die durch Exstirpation dieser Stelle bewirkten Ausfallserscheinungen auf eine »Seelenblindheit«, die durch Beseitigung der umgebenden Theile hervorgerufenen auf eine blosse »Rindenblindheit«. Unter der letzteren versteht er solche Erscheinungen, die einem ähnlichen Hinwegfall bestimmter Theile des Sehfeldes entsprechen, wie er für das normale Auge durch den blinden Fleck besteht. Wenn nun aber, wie die neueren Versuche von Munk

[1] Vgl. oben S. 114 Anm. 2.

und die Beobachtungen am Menschen uns zeigen, die Sehfläche des Occipitallappens eine Anordnung der centralen Elemente besitzt, die, abgesehen von den durch die Kreuzung im Chiasma entstandenen Bedingungen, der Anordnung der Stäbchen und Zapfen in der Retina analog ist, so ist es offenbar höchst unwahrscheinlich, dass an bestimmte Theile dieser Anordnung ausserdem noch ganz andersartige Functionen gebunden seien, die von ihrer Zuordnung zu bestimmten Theilen der Netzhaut völlig unabhängig sind. Ueberdies beruht die Annahme einer »Ablagerung von Erinnerungsbildern« auf Vorstellungen, die, wie wir im nächsten Capitel sehen werden, physiologisch wie psychologisch durchaus unhaltbar sind. In der That dürften nun auch alle Erscheinungen, die Munk bei seinen »seelenblinden« Hunden auffand, daraus zu erklären sein, dass bei ihnen die Stelle des deutlichsten Sehens functionsunfähig geworden war. Die Thiere erkannten einzelne gewohnte Gegenstände, wie ein Stück Fleisch oder ihr Trinkgefäss, nicht mehr, während sie noch diejenigen Wahrnehmungen vollziehen konnten, die zur Vermeidung irgend welcher in den Weg gestellter Hindernisse erforderlich waren. Das allmälige Sehenlernen der so operirten Thiere erklärt sich aber ohne Zweifel besser aus den allgemeinen Erscheinungen stellvertretender Function, die in gewissem Grade bekanntlich sogar bei peripherischen Netzhautdefecten Platz greifen, als aus der von Munk angenommenen successiven Ablagerung von Erinnerungsbildern vom Rande der exstirpirten Stelle aus [1]). Allerdings machen es die oben erwähnten pathologischen Beobachtungen sehr wahrscheinlich, dass ausser denjenigen centralen Gesichtsstörungen, die von Läsionen der centralen Sehfläche herrühren, noch andere vorkommen, welche auf die psychologischen Verhältnisse der Gesichtswahrnehmungen von Einfluss sind. Aber künftige Untersuchungen müssen noch entscheiden, ob es sich hierbei um Verletzungen der zu den Tast- und Bewegungsempfindungen oder der zu den Bewegungen des Auges in Beziehung stehenden Centraltheile mit oder ohne gleichzeitige Affectionen der Sehfläche handelt, oder ob es Centren gibt, in denen intracentrale Bahnen von jenen verschiedenen zu den Gesichtswahrnehmungen in Beziehung stehenden Theilen her zusammenfliessen, ähnlich wie die Sprachcentren solche Knotenpunkte intracentraler Bahnen in Bezug auf die centrale Gehörsfläche und die ihr zugehörigen andern sensorischen und motorischen Centralgebiete zu sein scheinen.

Nach dem Eintritt in das Leitungssystem der Grosshirnrinde sind die bei den niederen Wirbelthieren fast ganz fehlenden, bei den höheren immer vollständiger werdenden Kreuzungen der Leitungsbahnen vollendet. Diese Kreuzungen sind, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, theils totale theils partielle. Eine totale Kreuzung erfahren nach den Ergebnissen der functionellen Prüfung die directen motorischen Leitungsbahnen zur Grosshirnrinde sowie die entsprechenden sensorischen des Gefühlssinns; eine partielle ist an den Endigungen der Sehnervenfasern in der Occipitalrinde mit Sicherheit nachgewiesen. Alle diese Kreuzungen scheinen aber nur bei denjenigen Leitungssystemen vorzukommen, welche der unmittelbaren Vertretung der Muskelgruppen und Sinnesflächen in der Grosshirnrinde bestimmt sind, wogegen solche Centren, die den Zusammenfluss intracentraler Bahnen vermitteln, in beiden Hirnhälften gleichmässig angelegt, wohl aber bisweilen in der einen mehr ausgebildet zu

1) Vgl. hierüber auch das folgende Capitel, No. 6.

sein scheinen, ähnlich wie z. B. jede unserer Hände zu gewissen mechanischen Verrichtungen in gleicher Weise angelegt, doch aber die eine, meistens die rechte, vorzugsweise in denselben geübt ist. Auf ein derartiges Verhältniss weisen offenbar die Beobachtungen über die anatomischen Grundlagen der Aphasie hin. Darum kann bei der letzteren die entgegengesetzte Hirnhälfte stellvertretend die Function übernehmen, während bei den einfachen Empfindungs- und Bewegungslähmungen in Folge von Rindenläsionen wahrscheinlich die umgebenden Provinzen der nämlichen Seite vicariirend eintreten. Dies zeigen auch die Versuche von CARVILLE und DURET, nach denen die Function sich wiederherstellte, auch wenn die motorischen Stellen beider Hirnhälften exstirpirt worden waren. Endlich ist zu vermuthen, dass es neben den directeren Endigungen der Gefühls- und Bewegungsfasern, welche vollständig sich kreuzen, noch andere gibt, die ihre nächste Endigung in den verschiedenen Hirnganglien finden, dann aber ebenfalls durch besondere Fasersysteme des Stabkranzes in der Grosshirnrinde vertreten sind. Da nun namentlich die in die Vier- und Sehhügel eintretenden Fasern, wie wir oben sahen, nur partiell gekreuzt sind, so ist zu vermuthen, dass auch die weiteren Leitungsbahnen aus diesen Ganglien zur Grosshirnrinde auf jeder Hirnhälfte beiden Körperseiten zugeordnet seien. Auf partielle Kreuzungen motorischer Bahnen weisen auch die anatomischen Untersuchungen über den Verlauf der Pyramidenfasern hin [1]. Nach dem Ergebniss der physiologischen und namentlich der pathologischen Beobachtungen können aber hier die auf der gleichen Seite verbleibenden Bahnen in der Regel nicht der Fortpflanzung der directen motorischen Erregungen dienen.

Der Versuch diesen mannigfachen Systemen der Faserkreuzung ein physiologisches Verständniss abzugewinnen muss von der partiellen Kreuzung ausgehen. Diese hat bei der Hauptbahn des Sehnerven offenbar die Bedeutung, dass sie die physiologisch einander zugeordneten Netzhautpunkte in ihren centralen Vertretungen einander auch räumlich nahe bringt: darum entspricht jede der beiden centralen Sehflächen nicht je einer Netzhautfläche sondern den einander correspondirenden Theilen der beiden Netzhäute. Wenn die in dem nächsten Capitel zu entwickelnde Vorstellung Annahme findet, dass die Hirnganglien theils zusammengesetzte Reflex- theils Coordinationsapparate sind, so werden die in ihnen eintretenden Verbindungen von Fasersystemen beider Körperhälften offenbar eine ähnliche Deutung zulassen, und man wird so überhaupt in den partiellen Kreuzungen wohl die Grundlagen der associirten Function der Sinnesorgane und Muskelgruppen beider Körperhälften sehen dürfen.

Schwerer ist es über die Ursache der totalen Kreuzungen und der völlig einseitigen Ausbildung gewisser Centren Rechenschaft zu geben. Sobald einmal die Fasern einer Körperhälfte ganz oder vorzugsweise nur auf einer Seite des Gehirns endigen. so würde das einfachste Verhältniss offenbar dieses sein, dass die Hauptvertretung auf der nämlichen Seite stattfände, wie solches in der That bei den niedersten Wirbelthieren der Fall zu sein scheint. Wenn nun dieses Verhältniss bei eintretender Vervollkommnung der Organisation sich umkehrt, so liegt es nahe hier an die bei allen höheren Thieren vorhandene. bei

1) Vgl. oben S. 114.

den Säugethieren aber am meisten ausgeprägte Asymmetrie der Ernährungsorgane zu denken. Die einzelnen asymmetrischen Lagerungsverhältnisse der letzteren sind bekanntlich aufs innigste wieder unter einander verbunden. Die rechtseitige Lage der Leber führt es mit sich, dass die grossen Behälter des venösen Blutes ebenfalls auf die rechte Seite zu liegen kommen, wodurch dann dem Arteriensystem die Lage auf der linken zufällt. In den seltenen Fällen, wo eine der gewöhnlichen entgegengesetzte Lagerung eintritt (beim sogenannten situs transversus viscerum), kehrt darum auch stets das Lageverhältniss aller asymmetrischen Organe sich um. Die Centralorgane des Kreislaufs sind es nun, die vorzugsweise des Schutzes bedürfen, daher die meisten Säugethiere im Kampf mit ihren Feinden vorzugsweise die rechte Seite nach vorn kehren, eine Gewohnheit, die auf die kräftigere Entwicklung der rechtseitigen Muskeln begünstigend zurückwirken muss. Beim Menschen macht die aufrechte Stellung die Centralorgane des Kreislaufs des Schutzes vorzugsweise bedürftig, erleichtert aber gleichzeitig die Gewährung desselben. Anderseits ist es wahrscheinlich, dass die linkseitige Lagerung der Kreislaufsorgane eine stärkere Ausbildung der gleichseitigen Gehirntheile mit sich führt. In der That scheint nach Beobachtungen, die freilich noch der Bestätigung bedürfen, die linke Hirnhemisphäre theilweise in ihrer Entwicklung der rechten vorauszueilen [1]). Da nun der stärkeren Körperhälfte die stärkere Hirnhälfte entsprechen muss, so wird es im allgemeinen begreiflich, dass die peripherischen Bahnen der rechten Seite vorzugsweise auf der linken Seite des Centralorgans, jene der linken auf der rechten vertreten sind, und dass dem entsprechend, wie dies schon LEYDEN und OGLE vermutheten; bei den doppelt angelegten Centren, wie bei dem Sprachcentrum, dasjenige der linken Seite vorzugsweise eingeübt ist [2]). Natürlich ist dieser Erklärungsversuch hypothetisch. Eine Ableitung der Kreuzungen aus mehr zufälligen mechanischen Bedingungen während der Entwicklung, wie sie FLECHSIG [3]) andeutete, scheint mir aber mit den oben berührten physiologischen Verhältnissen, welche die partielle Kreuzung begleiten, nicht wohl vereinbar zu sein.

---

1) Die Stirnwindungen sollen sich nach GRATIOLET links schneller ausbilden als rechts, am Hinterhaupte scheint das entgegengesetzte stattzufinden (Anatomie comparée du système nerveux II, p. 242). ECKER bezweifelt die von GRATIOLET angegebenen Unterschiede (Archiv f. Anthropologie III, S. 215). Aber auch OGLE gibt an, dass fast ausnahmslos die linke Hemisphäre schwerer als die rechte sei, und ausser ihm behaupten BROCA, BROADBENT u. A. eine complicirtere Beschaffenheit der linken Frontalwindungen. (OGLE, Medico-chirurgical transactions, Bd. 54, 1871, p. 279.) Eine leicht zu bestätigende Thatsache ist es jedenfalls, dass bei allen Primaten die Furchen am Vorderhirn asymmetrischer angeordnet sind als am Occipitaltheil. Auch entsprechen diesen anatomischen Verhältnissen die von P. BERT bestätigten Beobachtungen BROCA's über die Temperaturunterschiede der verschiedenen Kopfregionen beim Menschen, wonach die linke Stirnhälfte durchschnittlich wärmer als die rechte und der Stirntheil wärmer als der Occipitaltheil des Kopfes ist. Bei intellectuellen Anstrengungen bleibt dieses Verhältniss bestehen, während zugleich die Temperatur beider Kopfhälften steigt. (P. BERT, Société de biologie, 19. Janv. 1879.)

2) LEYDEN, Berliner klin. Wochenschrift 1867, No. 7. OGLE a. a. O.

3) FLECHSIG, Die Leitungsbahnen, S. 205 Anm.

8. Allgemeine Uebersicht der centralen Leitungsbahnen.

Ein Rückblick auf den Inhalt des vorstehenden Capitels gibt uns von dem Verlauf der Leitungswege in den Nervencentren im wesentlichen folgendes Bild. Die in den Nervenwurzeln von einander isolirten sensorischen und motorischen Fasern trennen sich bei dem Eintritt in die graue Substanz des Rückenmarks alsbald in mehrere zum Theil in gegenseitiger Verbindung stehende Bahnen. Die Hauptbahn sowohl für die sensorische wie für die motorische Leitung führt unmittelbar aus dem Zellennetz der grauen Substanz in die weissen Markstränge zurück, von wo sie theils gleichseitig theils gekreuzt nach oben geht, vorzugsweise gleichseitig die motorische, vorzugsweise gekreuzt die sensorische Hauptbahn. Ausserdem eröffnen sich zweierlei Nebenbahnen: eine erste verbindet die sensorische mit der motorischen Leitung, sie dient den Reflexen; eine zweite führt innerhalb der grauen Substanz weiter, sie wird regelmässig bei stärkeren Erregungen in Mitleidenschaft gezogen und vermittelt ausserdem, wenn auf der Hauptbahn die Leitung aufgehoben wird, die allmälige Ausgleichung der Störung durch stellvertretende Function. Von diesen Bahnen vollendet diejenige Zweigleitung, welche die sensorische mit der motorischen Hauptbahn verbindet, grossentheils bereits im Rückenmark ihren Weg, sie nimmt vom Gehirn nur jene Theile in Anspruch, aus welchen noch Nerven hervorgehen. Alle andern Bahnen steigen zum Gehirn empor, die Hauptbahnen direct, die Nebenbahnen auf den mannigfachen Umwegen durch die graue Substanz.

Die beiden Hauptbahnen erfahren hauptsächlich im verlängerten Mark von neuem eine Trennung in verschiedene Zweige. Zunächst zerfällt die motorische Bahn in zwei Hauptabtheilungen: die erste, welche im Fuss des Hirnschenkels weiter geleitet wird, zerfällt wieder in zwei Unterabtheilungen, deren eine sich direct zur Rinde der Grosshirnhemisphären begibt, die Pyramidenbahn, während die andere in die vorderen Hirnganglien, Streifenhügel und Linsenkern, eintritt, in welchen theils wahrscheinlich eine Zusammenfassung verschiedenartiger motorischer Bahnen theils eine Verbindung derselben mit den vom Kleinhirn ebenfalls im Fuss des Hirnschenkels zugeleiteten Fasern stattfindet. Die Endausbreitungen der motorischen Bahnen finden vorzugsweise in den vorderen Provinzen der Grosshirnrinde statt, die directe Leitung zur letzteren führt beim Menschen ausschliesslich in die beiden Centralwindungen der entgegengesetzten Seite. Ob die vordern Hirnganglien mit der Grosshirnrinde durch eine besondere Leitung verbunden sind, oder ob in ihnen, ähnlich wie in der Grosshirnrinde selbst, die Fasern definitiv endigen, bedarf noch der näheren Untersuchung.

Die zweite Hauptabtheilung der motorischen Bahn besteht wieder aus zwei Zweigleitungen, deren eine den Hauptantheil der Schleife bildet und in das hinterste Hirnganglion, den Vierhügel, übergeht; die andere geht in die Bildung der Hirnschenkelhaube ein und begibt sich zum Sehhügel. Beide Leitungen treten in diesen Hirnganglien mit Theilen der sensorischen Bahn in Verbindung und sind durch die von hier ausgehenden Fasersysteme des Stabkranzes in der Grosshirnrinde vertreten.

Die sensorische Hauptbahn trennt sich in ihrem weiteren Verlauf nach dem Gehirn ebenfalls in einen Theil, welcher direct zur Grosshirnrinde emporsteigt, und in mehrere Zweigleitungen, welche zunächst nach andern Centraltheilen hinführen. Die direct zur Grosshirnrinde gehende Bahn tritt, so weit sie nicht schon im Rückenmark gekreuzt ist, wahrscheinlich oberhalb der Pyramidenkreuzung auf die entgegengesetzte Seite und geht dann im Hirnschenkelfusse nach oben, um weiterhin, auf Wegen, die fast noch ganz unbekannt sind, von den speciellen Sinnesnerven aus Verstärkungen zu empfangen. Die Ausstrahlungen dieser Bahn ziehen nach Regionen der Hirnrinde hin, die jedenfalls zum grössten Theil hinter der Sylvischen Spalte gelegen sind: so findet sich die centrale Sehfläche in der Rinde des Occipitallappens, die Hörfläche wahrscheinlich im Temporal-, die Fühlfläche im Parietallappen, während man die Centren des Geruchs- und Geschmackssinns an der Hirnbasis vermuthet. Von denjenigen Abzweigungen der sensorischen Bahn, welche zunächst nach Zwischenstationen des Centralorgans sich begeben, lenkt die erste nach dem kleinen Gehirn ab, in dessen Rinde sie mit der oben erwähnten intracentralen Bahn in Verbindung tritt. Ein zweiter Zweig geht in die Vierhügel: es sind centrale Fasern des Sehnerven, welche in diese Ganglien eintreten, um sich in ihnen mit centralen Fasern der Augenmuskeln, sowie mit der in der Schleife zugeführten Vertretung weiterer motorischer Gebiete zu vereinigen. Ein dritter Zweig bildet einen Bestandtheil der Hirnschenkelhaube und geht in den Sehhügel ein, wo er mit den dem letzteren ebenfalls in der Haube zugeführten motorischen Bahnen in Verbindung tritt. Ein vierter Zweig endlich, welcher dem vordersten Sinnesnerven, dem Riechnerven, angehört, scheint sich in der Ganglienmasse des Streifenhügelkopfes mit einem Zweig der motorischen Bahn zu verbinden, der ursprünglich wahrscheinlich ebenfalls in der Haube verläuft, dann aber, nachdem die übrigen Haubenbündel sich im Sehhügel verloren haben, mit den Fasern des Hirnschenkelfusses nach vorn tritt. Mit Rücksicht auf die Art und den Ort der Endigung zerfällt also die ganze Fortsetzung der sensorischen Bahn in drei Hauptabtheilungen: in eine erste direct zur Grosshirnrinde führende, in eine zweite, die in der Kleinhirnrinde mit einer zur motorischen Endausbreitung im Vorderhirn und in

den vorderen Hirnganglien gerichteten Bahn in Verbindung tritt, und in eine dritte, die in den gemischten Gehirnganglien, Vier-, Sehhügeln und Kopf des Streifenhügels, mit einer in die gleichen Ganglienkerne gelangenden motorischen Zweigbahn verknüpft ist. In der Kleinhirnrinde scheinen einerseits alle sensibeln Flächen des Körpers, anderseits das ganze Gebiet centraler motorischer Innervation vertreten zu sein; ausserdem steht dieselbe noch mit den Vier- und Sehhügeln in Verbindung. Anders verhält sich die sensorische Endigung in den gemischten, halb sensorischen halb motorischen, Hirnganglien. Von diesen scheint jedes einem Theil der sensibeln Flächen zugeordnet zu sein, so dass sie erst alle zusammen deren Gesammtheit vertreten: die Vierhügel das Sehgebiet, der Kopf des Streifenhügels die Riechfläche, die Sehhügel die empfindende Hautoberfläche. In jedem dieser Hirnganglien findet wahrscheinlich die centrale Verknüpfung je eines besondern Sinnesgebietes mit der ihm zugeordneten Muskulatur statt. Für die Vierhügel lassen hieran die physiologischen Beobachtungen keinen Zweifel; für die andern Hirnganglien ist die analoge Beziehung allerdings noch unsicherer. Auch ist es zweifelhaft, ob die gröbere anatomische Scheidung überall der Trennung der Functionsgebiete parallel gehe.

Fünftes Capitel.

Physiologische Function der Centraltheile.

Wäre uns der Verlauf und Zusammenhang aller nervösen Leitungsbahnen bekannt, so würde zur Einsicht in die physiologische Function der Centraltheile doch eine Bedingung noch fehlen: die Kenntniss des Einflusses, welchen die centrale Gangliensubstanz auf die geleiteten Vorgänge ausübt. Dieser Einfluss lässt sich nur ermitteln, indem man die Function der Centraltheile direct durch die Beobachtung zu bestimmen sucht.

Zwei Wege lassen sich nun einschlagen, um über die verwickelten Functionen des centralen Nervensystems einen Ueberblick zu gewinnen: man kann entweder die Erscheinungen nach ihrer physiologischen Bedeutung ordnen, oder man kann, von der anatomischen Gliederung ausgehend, die gesonderte Function jedes einzelnen Centraltheils zu er-

mitteln suchen. Es versteht sich von selbst, dass der erstere Weg der vorzüglichere sein würde, nicht bloss weil er den physiologischen Gesichtspunkt in den Vordergrund stellt, sondern auch desshalb, weil es schon nach der Untersuchung der Leitungsbahnen zweifelhaft erscheinen muss, ob jedem der Haupttheile, welche die Anatomie unterscheiden lässt, auch ein abgegrenztes Functionsgebiet entspreche. Aber bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist jener physiologische Gesichtspunkt nur sehr unvollständig durchzuführen. Nur bei den zwei niedrigsten Centralorganen, dem Rückenmark und verlängerten Mark, ist er einigermassen anwendbar, indem hier die sämmtlichen Erscheinungen auf zwei physiologische Grundfunctionen sich zurückführen lassen, auf reflectorische und auf automatische Erregungen, wobei die letzteren oft unmittelbar aus nutritiven Einflüssen, die vom Blute ausgehen, abzuleiten sind. Nun ist es zwar kaum zu bezweifeln, dass aus den nämlichen Grundfunctionen auch die physiologischen Verrichtungen der höheren Centraltheile hervorgehen; zugleich ist aber hier der Zusammenhang der Erscheinungen ein so complicirter und die Deutung derselben häufig so unsicher, dass es bis jetzt noch geboten erscheint jedes einzelne Centralgebiet für sich in Bezug auf seine physiologischen Eigenschaften zu prüfen. Demnach wollen wir zunächst eine allgemeine Betrachtung der reflectorischen und der automatischen Erscheinungen voranstellen, wobei zugleich die Functionen der niedrigeren Centralgebiete vollständig erörtert werden können; hieran soll dann die physiologische Untersuchung des Gehirns und seiner Theile in der Reihenfolge von unten nach oben sich anschliessen. Wir werden hier diejenigen Gebilde übergehen können, die, wie die Brücke, der Hirnschenkel, der Stabkranz, wesentlich nur der Leitung der Innervationsvorgänge bestimmt sind und darum schon im vorigen Capitel ihre Erledigung gefunden haben.

Die Methoden, welche bei der functionellen Prüfung der Centralorgane zur Anwendung kommen, fallen im allgemeinen mit den in der vorigen Untersuchung befolgten zusammen. Der physiologische Versuch und die pathologische Beobachtung sind gleichzeitig zu Rathe zu ziehen, und bei beiden kann es wieder um Reizungs- oder um Ausfallssymptome sich handeln. Nur bringen es die näheren Bedingungen der Erscheinungen mit sich, dass bei dem allgemeinen Studium der Reflexe und der automatischen Erregungen vorzugsweise Reizversuche benutzt werden, während die functionelle Analyse der einzelnen Hirntheile fast allein auf die Ausfallssymptome sich stützen muss, die der partiellen oder vollständigen Beseitigung der Organe nachfolgen. Hierbei bestehen die Ausfallssymptome in den schon im vorigen Capitel (S. 93) hervorgehobenen Erscheinungen der Anästhesie und Hemianästhesie, der Paralyse,

Parese und ihrer halbseitigen Formen oder endlich in ataktischen Störungen.

1. Reflexfunctionen.

Die einfachste Form centraler Function ist die Reflexbewegung, denn sie ist der einfachen Leitung der Reizungsvorgänge noch am meisten verwandt. Insofern er eine besondere Form der Leitung ist, haben wir den Reflexvorgang im vorigen Capitel besprochen. Aber schon bei ihm kommt der Einfluss der centralen Substanz in mehrfacher Weise zur Geltung. Zunächst werden die Reflexe nicht wie die Reizungsvorgänge in den Nervenfasern nach beiden Seiten, sondern nur in der einen Richtung von der sensorischen nach der motorischen Bahn hin geleitet[1]). Sodann machen sich in ihrer Abhängigkeit von den Reizen, durch die sie verursacht sind, deutlich die eigenthümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der grauen Substanz geltend. Schwache und kurz dauernde Reize rufen meistens keine Reflexbewegungen hervor, sobald diese aber eintreten, können sie die durch den gleichen Reiz bewirkte directe Muskelzuckung an Stärke und Dauer weit übertreffen. Endlich spricht sich die centrale Natur dieser Vorgänge in der Abhängigkeit aus, in der sich die Reflexcentren von andern centralen Gebieten, mit denen sie in Verbindung stehen, befinden. Längst ist beobachtet, dass durch Wegnahme des Gehirns die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wird. Von den höheren Centralorganen scheinen also fortwährend Einflüsse auszugehen, welche die Reizbarkeit

1) Zuweilen hat man zwar auch einen Uebergang der Erregungen von der motorischen auf die sensorische Nervenbahn, eine sogenannte Reflexempfindung, angenommen. Aber die hierher gezählten Erscheinungen gehören zum Theil, wie das Gefühl der Anstrengung bei der Muskelbewegung, in ein ganz anderes Gebiet, zum Theil sind sie überhaupt zweifelhafter Natur. Vgl. Volkmann, Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterbuch der Physiol. II, S. 530. Angemessener würde wohl der Ausdruck »Reflexempfindungen« auf diejenigen Empfindungen anzuwenden sein, die durch Reizung einer sensibeln Hautstelle an einer andern sensibeln Hautstelle entstehen. Als reflectorische Veränderungen der Empfindlichkeit würden dann vielleicht die von Burq, Charcot, Régnard u. A. beobachteten Erscheinungen des sogenannten »Transfert« betrachtet werden können. Sie bestehen darin, dass bei Hysterischen mit halbseitiger Anästhesie die Application von Metallstücken, Senfteigen u. dgl. auf der unempfindlichen Seite die Empfindlichkeit wieder herstellt, auf der gesunden Seite dagegen herabsetzt. Aehnliche Wirkungen hat Adamkiewicz an gesunden Individuen beobachtet. Da diese bilateralen Wirkungen, die von den französischen Aerzten auch mit dem unglücklichen Namen der »Metalloskopie« belegt wurden, noch weiterer Aufklärung bedürfen, ehe sie für die Physiologie der Centralorgane zu verwerthen sind, so müssen wir uns mit dieser Erwähnung begnügen, im übrigen aber hauptsächlich auf die Arbeiten von Adamkiewicz hinweisen. Vgl. die Dissertationen von Adler (Ein Beitrag zur Lehre von den bilateralen Functionen) und Asch (Ueber das Verhältniss des Temperatur- und Tastsinns zu den bilateralen Functionen), Berlin 1879, und die Mittheilungen in der Berliner physiol. Gesellschaft 1879—80, No. 5. Ueber einige dem Gefühlssinn zugehörige Erscheinungen vgl. ausserdem unten Cap. IX.

der tiefer gelegenen Reflexcentren vermindern. Man pflegt solche Einflüsse allgemein als hemmende Wirkungen zu bezeichnen. Eine stärkere Hemmung erfahren meistens die Reflexcentren, wenn irgend welche andere sensorische Centraltheile, mit denen sie zusammenhängen, gleichzeitig gereizt werden. Der durch Erregung einer sensibeln Rückenmarkswurzel oder ihrer peripherischen Ausbreitung ausgelöste Reflex wird also gehemmt, wenn man gleichzeitig entweder gewisse Centraltheile, wie die Hinterstränge des Rückenmarks, die Vier- und Sehhügel, oder eine andere sensible Wurzel oder endlich peripherische Organe erregt, in denen Empfindungsnerven sich ausbreiten [1]. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der Einfluss der Grosshirnhemisphären demselben Gebiet von Erscheinungen zugehört, indem auch er von den Endigungen der sensorischen Leitungsbahnen in der Hirnrinde ausgeht. Der Umstand, dass diese Hemmung durch die Grosshirnlappen mit jener Unterdrückung der Reflexe, welche der Wille ausführt, wahrscheinlich identisch ist, steht einer solchen Annahme nicht im Wege, da die Willenserregungen ihrem psychologischen Ursprung gemäss auf einer Wechselwirkung motorischer und sensorischer Centren beruhen müssen [2]. Hiernach dürfte der Mechanismus der Reflexhemmung überall ein übereinstimmender sein. Reflexe werden gehemmt, wenn die sensorischen Zellen, welche ihre Erregung auf motorische übertragen sollen, gleichzeitig von andern sensorischen Gebieten her in einer gewissen Stärke erregt werden.

Die einfache Reflexbewegung ist ein Vorgang, welcher an und für sich den niedrigeren Centralgebieten des Nervensystems zufällt. Denn eine sensible Reizung wird auf eine motorische Bahn da am leichtesten und unter den einfachsten Bedingungen übergehen, wo sensible und motorische Nervenkerne nahe bei einander gelagert und durch Centralfasern verbunden sind. Diejenigen Theile des Centralorgans, aus welchen unmittelbar einander zugeordnete Empfindungs- und Bewegungsnerven hervortreten, also das Rückenmark und das verlängerte Mark, sind daher auch vorzugsweise der Sitz der Reflexaction. Wie das Rückenmark in seiner ganzen Länge ein gleichförmiges Ursprungsgesetz seiner Nerven zeigt, so verhalten sich die von demselben ausgehenden Reflexe gleichförmig, indem sie lediglich nach den früher erörterten Leitungsgesetzen mit wachsendem Reiz oder wachsender Reizbarkeit sich ausbreiten (S. 103). Von verwickelterer Beschaffenheit sind die Reflexe, welche dem verlängerten Mark angehören. Dieses Organ ist der Sitz einer Anzahl zusammengesetzter Reflexbewegungen, denen bei verschiedenen physiologischen Functionen

1) Die näheren Bedingungen dieser Reflexhemmung werden wegen ihrer Bedeutung für die physiologische Mechanik der Nervencentren unten in Cap. VI besprochen.
2) Vgl. den fünften Abschnitt.

eine wichtige Rolle zukommt. Hierher gehören namentlich die Bewegungen des Ein- und Ausathmens sowie einige mit ihnen nahe zusammenhängende Vorgänge, wie das Husten, Niesen, Erbrechen, ferner die Muskelwirkungen beim Schluckacte, die mimischen Bewegungen, die Herzbewegungen und die Gefässinnervation. Viele dieser Reflexe stehen in inniger Wechselbeziehung, worauf schon der Umstand hinweist, dass die peripherischen Bahnen für die verschiedenen Reflexe vielfach in den nämlichen Nervenstämmen verlaufen. Einzelne der genannten Vorgänge, wie die Athmungs- und Herzbewegungen, erfolgen, weil sie gleichzeitig von andern Ursachen abhängen, auch dann noch, wenn die Reflexbahnen unterbrochen sind: die Vorgänge stehen daher in diesem Fall nur unter dem mitbestimmenden Einfluss des Reflexes. Andere, wie die Schluckbewegungen, scheinen reine Reflexe zu sein, indem sie durch Unterbrechung der sensibeln Leitung zu dem Reflexcentrum aufgehoben werden, auch wenn die motorische Leitung zu den Muskeln, welche der betreffenden Bewegung vorstehen, unversehrt geblieben ist. Alle diese durch das verlängerte Mark vermittelten Reflexe unterscheiden sich von den Rückenmarksreflexen dadurch, dass die sensibeln Reize in der Regel sogleich auf eine grössere Zahl motorischer Bahnen übergehen. Schon bei schwachen Reizen ist desshalb die Bewegung ausgebreiteter, indem entweder gleichzeitig oder successiv verschiedene Muskelgruppen in Action versetzt werden. Viele sind daher auch von vornherein bilateral, breiten sich nicht erst bei starken Reizen auf die andere Seite aus. So sind an den Athembewegungen, welche durch Erregung der Lungenausbreitung des zehnten Hirnnerven ausgelöst werden, stets motorische Wurzeln betheiligt, die beiderseits aus der medulla oblongata sowie aus dem Hals- und Brusttheil des Rückenmarks entspringen. Zugleich ist die Athembewegung das Beispiel eines Reflexes, welcher vermöge einer Art von Selbststeuerung den Grund zu seiner fortwährenden rhythmischen Wiederholung in sich trägt. Während nämlich das Zusammensinken der Lunge bei der Exspiration reflectorisch die Inspiration in Wirkung versetzt, erregt umgekehrt die Aufblähung der Lunge bei der Inspiration die Exspirationsmuskeln. Ist der bei der Einathmung stattfindende Reflexantrieb der Exspiratoren zu schwach, um eine active Anstrengung derselben hervorzubringen, so hemmt er nur die antagonistischen Inspiratoren. Dies ist der Fall bei der gewöhnlichen ruhigen Athmung, bei welcher nur die Inspiration, nicht die Exspiration mit activer Muskelanstrengung verbunden ist[1]. Durch eine andere Weise der Selbstregulirung scheint bei den Schluckbewegungen die regelmässige Aufeinanderfolge der Vorgänge vermittelt zu sein. Der Act des Schluckens besteht

1) S. mein Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 411 f.

in Bewegungen des Gaumensegels, des Kehlkopfs, des Schlundes und der Speiseröhre, die, sobald ein Reiz auf die Schleimhaut des weichen Gaumens einwirkt, in regelmässiger Zeitfolge sich an einander reihen [1]). Vielleicht wird in diesem Fall die Succession der Bewegungen dadurch bewirkt, dass die Reizung des weichen Gaumens zunächst nur die Bewegung der Gaumenmuskeln auslöst, dass aber die letztere selbst wieder ein Reiz ist, welcher reflectorisch die Hebung des Kehlkopfes und die Contraction der Schlundmuskeln hervorbringt. So sind wahrscheinlich alle diese Reflexe des verlängerten Marks, deren nähere Schilderung wir übrigens der Physiologie überlassen müssen, ausgezeichnet durch die Combination von Bewegungen zur Erzielung bestimmter Effecte, wobei die Art der Combination oft durch eine Selbstregulirung zu Stande kommt, die in der wechselseitigen Beziehung mehrerer Reflexmechanismen begründet liegt. Eine weitere bemerkenswerthe Eigenschaft dieser Reflexe besteht darin, dass die motorische Bahn einer bestimmten Reflexbewegung zuweilen noch mit einer zweiten sensibeln Bahn in Verbindung steht, von welcher aus nun die nämliche Bewegung angeregt werden kann. Insbesondere von den Centren der Athmung erstrecken sich solche sensorische Seitenbahnen, durch welche das combinirte Zusammenwirken der Respirationsmuskeln auch noch zu andern Zwecken als denen der Luftfüllung und Luftentleerung der Lunge nutzbar gemacht wird. Hierher gehört die Verbindung der sensibeln Nerven der Kehlkopf- und Luftröhrenschleimhaut (des obern und theilweise auch des untern Kehlkopfnerven) sowie der in der Nase sich ausbreitenden Zweige des fünften Hirnnerven mit dem Centrum der Exspiration. Reizung jener sensibeln Gebiete bewirkt daher zuerst Hemmung der Inspiration und dann heftige Exspiration. Der letzteren geht aber, weil die unten zu erwähnenden Einflüsse automatischer Erregung fortdauern, eine kräftige Inspiration als nächste Folge der entstandenen Hemmung voran. So sind demnach Husten und Niesen Exspirationsreflexe, die aber nicht von dem sensibeln Gebiet der Ausbreitung des Lungenvagus aus erregt werden, von welchem der gewöhnliche Antrieb zur Exspiration ausgeht. Beide unterscheiden sich dadurch, dass die Reizung der Nasenäste des Trigeminus immer neben den Respirationsmuskeln zugleich den motorischen Angesichtsnerven, den Facialis, zum Reflex anregt. Hierdurch bildet dieser Reflex den unmittelbaren Uebergang zu den mimischen Reflexen des Lachens, Weinens, Schluchzens u. s. w., bei denen sich ebenfalls die Antlitz- mit den Respirationsmuskeln zu combinirter Thätigkeit vereinigen [2]). Wie von dem Centrum der Exspiration eine sensible Seiten-

1) S. mein Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 197.
2) Diese sowie die übrigen mimischen Reflexe werden wegen ihrer vorwiegend

bahn zur Schleimhaut der Luftwege geht, so führt eine ähnliche vom Centrum der Inspiration zur allgemeinen Körperbedeckung. Man erklärt sich auf diese Weise die Inspirationsbewegungen, welche starke Reizung, namentlich Kältereizung, der Haut herbeiführt.

Aber nicht nur ist insgemein in der medulla oblongata eine bestimmte motorische Reflexbahn mit verschiedenen sensorischen Bahnen verknüpft, sondern es kann auch umgekehrt eine und dieselbe sensorische Bahn mit mehreren Reflexcentren in Verbindung treten, so dass bei ihrer Reizung verschiedenartige Bewegungsreflexe gleichzeitig entstehen. Hierher gehören schon die oben erwähnten mimischen Reflexe, bei denen sich Athmungsbewegungen mit Bewegungen der Antlitzmuskeln combiniren. Durch eine ähnliche Beziehung kommt, theilweise wenigstens, die Wechselwirkung der Athmungs- und Herzbewegungen zu Stande. Zum Herzen gehen zweierlei Nervenbahnen, welche die Schlagfolge desselben in entgegengesetzter Weise verändern: die einen sind Beschleunigungsnerven, sie erhöhen die Frequenz der Herzschläge, die andern sind Hemmungsnerven, sie vermindern dieselbe oder bringen das Herz gänzlich zum Stillstand. Beide können reflectorisch erregt werden, aber bestimmte sensible Bahnen stehen mit dem Centrum der Beschleunigungsfasern, welche sich in den Rückenmarksnerven für das letzte Hals- und erste Brustganglion des Sympathicus zum Herzen begeben, andere mit dem Centrum der Hemmungsfasern, welche vorzugsweise in den Herzästen des Vagus verlaufen, in nächster Verbindung. So bewirkt Reizung der meisten sensibeln Nerven, namentlich der Hautnerven, der Kehlkopfnerven, der Eingeweidenerven, Hemmung, Reizung der in die Muskeln tretenden sensibeln Fäden Beschleunigung des Herzschlags; die letztere Erfahrung erklärt die gesteigerte Herzaction, welche stets allgemeine Muskelanstrengungen begleitet. Von ähnlich entgegengesetztem Einflusse sind nun die Bewegungen der Lunge, ihr Aufblähen beschleunigt, ihr Zusammensinken vermindert die Herzfrequenz. Desshalb sind die Athembewegungen regelmässig von Schwankungen des Pulses begleitet, indem dessen Häufigkeit bei der Inspiration zu-, bei der Exspiration abnimmt. In Folge dieses Wechsels wird aber die Blutbewegung im Ganzen durch verstärkte Athembewegungen beschleunigt. Eine ähnliche Wechselwirkung findet sich zwischen den Reflexbeziehungen der Herz- und Gefässinnervation. Die Gefässe sind gleich dem Herzen von bewegenden und hemmenden Nerven beeinflusst, welche beide reflectorisch erregt werden können. Die Reizung der meisten sensibeln Nerven löst den Bewegungsreflex aus, wirkt also auf jene Nerven-

---

psychologischen Bedeutung bei den Ausdrucksbewegungen (Abschnitt V) näher besprochen werden

fasern, welche, da sie die kleinen arteriellen Blutgefässe verengern und so in den grössern Arterien Erhöhung des Blutdrucks hervorbringen, die pressorischen Fasern genannt werden; nur die der gereizten Hautstelle selbst zugehörigen Gefässe pflegen sich sogleich oder nach einer rasch vorübergehenden Verengerung zu erweitern und so die bekannte Hyperämie und Röthe der gereizten Theile zu veranlassen. Aber einzelne sensible Gebiete gibt es, welche umgekehrt mit den hemmenden oder depressorischen Fasern der Gefässe in directem Reflexzusammenhang stehen, deren Reizung also ausgebreitete Erweiterung der kleineren Gefässe nach sich zieht. Hierher gehören namentlich gewisse Fasern des Vagus, die im Herzen selbst als dessen sensible Nerven sich ausbreiten, Fasern, die wahrscheinlich speciell dieser durch den Reflex vermittelten Wechselwirkung zwischen Herz- und Gefässinnervation bestimmt sind. Die normale physiologische Reizung derselben muss nämlich bei gesteigerter Herzaction eintreten. Eine solche bewirkt nun Erhöhung des Blutdrucks und stärkere Bluterfüllung des arteriellen Systems, Wirkungen, die nur compensirt werden können durch eine Erweiterung der kleinen Arterien, welche dem Blute den Abfluss in die Venen gestattet und damit gleichzeitig den arteriellen Blutdruck herabsetzt. So stehen alle diese Reflexe des verlängerten Marks in einer Wechselwirkung, vermöge deren sich die von jenem Centralorgan abhängigen Functionen gegenseitig reguliren und unterstützen. Ein heftiger Kältereiz auf die äussere Haut bewirkt reflectorisch Inspirationskrampf und Herzstillstand. Der Gefahr, welche hierdurch dem Leben droht, wird aber gesteuert, indem die ausgedehnte Lunge reflectorisch Exspiration und Beschleunigung der Herzbewegungen erregt, während gleichzeitig die Reizung der Haut durch einen weiteren Reflex Verengerung der kleineren Arterien herbeiführt und so die allzu weit gehende Entleerung des still stehenden Herzens verhütet.

Wahrscheinlich sind die Nervenkerne des verlängerten Marks sammt den zwischen ihnen verlaufenden Centralfasern als die hauptsächlichsten Reflexcentren dieses Centralorgans zu betrachten. Die complicirtere Beschaffenheit seiner Reflexe scheint sich hinreichend aus den veränderten anatomischen Bedingungen jener Nervenkerne zu erklären. Indem dieselben im allgemeinen strenger von einander isolirt sind als die Ursprungscentren der Rückenmarksnerven, dafür aber bestimmte Kerne durch besondere Centralfasern unter einander sowie mit bestimmten Fortsetzungen der Rückenmarksstränge näher verknüpft werden, erklärt sich wohl die in sich abgeschlossenere und deutlicher auf einen bestimmten Zweck gerichtete Natur der Oblongatareflexe. Insoweit sich Rückenmarksfasern in grösserer Zahl an den Reflexen der medulla oblongata betheiligen, ist es möglich, dass sich dieselben zunächst in grauer Substanz sammeln und

dann erst von dieser aus mit den ihnen zugeordneten Nervenkernen in Verbindung treten. So werden also vielleicht die motorischen Respirationsfasern in einem besondern Ganglienkern gesammelt, der mit dem Vaguskern in Verbindung steht. Manchen der zerstreuten grauen Massen in der reticulären Substanz könnte eine solche Bedeutung zukommen. Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, dass so complicirte Bewegungen wie die Athem-, Schluck- und mimischen Bewegungen je einen einzigen Ganglienkern als ihnen eigenthümliches Reflexcentrum besitzen. Abgesehen nämlich davon, dass derartige Centren für complicirtere Reflexe nicht nachgewiesen werden konnten, widerstreitet die Natur jener Bewegungen selbst dieser Annahme. So müssen wir für die Athembewegungen augenscheinlich zwei Reflexcentren voraussetzen, eines für die In-, ein anderes für die Exspiration. Gewisse mimische Bewegungen, wie Lachen, Weinen, erklären sich viel anschaulicher, wenn man eine Reflexverbindung annimmt, welche gewisse sensible Bahnen gleichzeitig mit den Respirationscentren und bestimmten Theilen des Facialiskernes verbindet, als wenn man ein besonderes Hülfsganglion statuirt, welches diese complicirten Bewegungen direct zur Ausführung bringt. Ebenso sind die Schluckbewegungen einfacher, analog den Athembewegungen, aus dem Princip der Selbstregulirung abzuleiten, indem man voraussetzt, dass der erste Bewegungsact des ganzen Vorgangs zugleich den Reflexreiz für den nächsten, dieser für den weiter folgenden mit sich führt[1]).

Unter den vier sogenannten specifischen Sinnesreizen sind es hauptsächlich zwei, die von sensibeln Nerven aus Reflexe vermitteln: die Geschmackseindrücke und der Lichtreiz. Die ersteren stehen in Reflexbeziehung zu den Bewegungen des mimischen Ausdrucks, Reflexe, von denen einzelne sich, wie schon oben bemerkt wurde, leicht mit Athmungsreflexen combiniren, woraus auf eine nähere Verbindung der entsprechenden Reflexcentren geschlossen werden kann[2]). Der Lichtreiz

---

1) Als Centren für einzelne der Reflexe des verlängerten Marks hat Schröder van der Kolk namentlich die unteren und oberen Oliven betrachtet. Die ersteren sollten der Bewegungscombination beim Sprechen und Schlucken, die letzteren bei den mimischen Bewegungen dienen. (Schröder v. d. Kolk, Bau und Functionen der medulla spinalis und oblongata, S. 163 u. f.) Aber schon die Anatomie der Leitungsbahnen ist dieser Annahme nicht günstig. Vgl. Cap. IV, S. 115.

2) Der Geschmack ist die einzige unter den sogenannten specifischen Sinnesenergieen, die an zwei verschiedene Nerven, an den Glossopharyngeus und den Zungenast des Trigeminus, gebunden zu sein scheint. Die hauptsächlichste Reflexverbindung beider ist die mit dem Facialis, welcher die mimischen Bewegungen beherrscht, die Beziehung der letzteren Bewegungen sowie des Niesens, das durch peripherische Reizung des Nasenastes vom Trigeminus entsteht, zu den Athembewegungen deutet auf eine Verbindung der Kerne genannter Nerven mit dem Vaguskern hin, welcher letztere wahrscheinlich direct durch Centralfasern mit den Ursprüngen der motorischen Respirationsnerven verbunden ist, und zwar der eine Theil des Kerns mit den Inspirations-,

verursacht regelmässig einen doppelten Reflex: erstens Schliessung des Augenlids mit Richtung beider Augen nach innen und oben, und zweitens Verengerung der Pupille; beide Reflexe sind bilateral, doch ist bei schwächeren Erregungen die Bewegung auf der gereizten Seite die stärkere[1]). Vom Hör- und Riechnerven werden Reflexe im Gebiet der zugehörigen äusseren Sinneswerkzeuge ausgelöst, zu denen sich bei stärkeren Reizen entsprechende Bewegungen des Kopfes hinzugesellen. Beim Menschen beschränken sich die Gehörsreflexe meistens auf die Contractionen des Trommelfellspanners, die wohl jede Schallreizung begleiten; reflectorische Bewegungen des äussern Ohrs sind dagegen bei vielen Thieren deutlich zu beobachten.

Hinsichtlich ihrer Fähigkeit, bei starkem Reiz oder gesteigerter Reizbarkeit ausgebreitetere Reflexe hervorzubringen, welche über das Gebiet der engeren Reflexverbindung hinausgreifen, verhalten sich die Hirnnerven weit verschiedener als die Rückenmarksnerven. Fast ganz auf sein engeres Reflexgebiet beschränkt ist der Sehnerv; höchstens verbreitet sich hier die Verbindung mit dem Augenschliessmuskel auf die weiteren Zweige des Antlitznerven, und es entstehen so bei übermässigen Lichtreizen Krämpfe aller Gesichtsmuskeln. Eine grössere Ausdehnung können schon die von den Geschmacksnervenfasern ausgehenden Reflexe gewinnen, indem sie ausser dem Antlitznerven leicht auch das Vaguscentrum ergreifen. Gleichfalls meist auf ihr ursprüngliches Reflexgebiet beschränkt bleibt die Reizung der sensibeln Respirationsnerven. Die stärkste Erregung der centralen Stränge des Lungenvagus bewirkt neben dem Inspirationstetanus keine weiteren Reflexe. Erheblicher sind die Reflexverbindungen der respiratorischen Fasern. Reizung der sensibeln Kehlkopfnerven, namentlich ihrer peripherischen Enden, ergreift leicht noch die Muskeln des Antlitzes und der oberen Extremität. In die allseitigste Reflexbeziehung ist aber der mächtigste sensible Hirnnerv, der Trigeminus, gesetzt. Zunächst greift seine Reizung auf seine eigene, die Kaumuskeln versorgende motorische Wurzel, dann auf den Antlitznerven, die Respirationsnerven und endlich auf die gesammte Muskulatur des Körpers über. Dieses Verhalten erklärt sich leicht einerseits daraus, dass der Trigeminus unter allen sensibeln Wurzeln die grösste sensible Fläche beherrscht, und dass daher auch seine Nervenkerne ein weites Gebiet einnehmen, das zu vielseitigen

---

der andere mit den Exspirationsnerven. Bei den mimischen Bewegungen findet ebenso wie beim Niesen hauptsächlich Exspirationsreflex statt.

1) Die Schliessung des Augenlids ist Reflex auf den Facialis, die Verengerung der Pupille und die Aufwärts- und Innenwendung Reflex auf den Oculomotorius. Alle diese Bewegungen sind zugleich Fälle von Mitbewegung. Wenn wir z. B. das Auge willkürlich schliessen, so wenden wir den Augapfel nach oben und innen, und wenn wir die letztere Bewegung ausführen, so verengert sich gleichzeitig die Pupille.

Verbindungen mit motorischen Ursprungscentren Veranlassung gibt; anderseits kommen die speciellen Lagerungsverhältnisse seiner Kerne in Rücksicht. Die oberen dieser Kerne sind über die eigentliche medulla oblongata hinauf in die Brücke verlegt, in jenes Gebilde also, in welchem die aufsteigenden Markstränge unter Interpolation grauer Substanz zu den verschiedenen Bündeln des Hirnschenkels sich ordnen. Erstrecken sich nun, wie es wohl denkbar ist, Centralfasern der Quintuskerne zu solchen grauen Massen der Brücke, in welchen alle motorischen Leitungsbahnen des Körpers vertreten sind, so wird die Leichtigkeit, mit der gerade nach Quintusreizung allgemeine Muskelkrämpfe entstehen, verständlich. Vorzugsweise leicht treten aber die letzteren auf, wenn die centralen Wurzelfasern jenes Nerven gereizt werden. Verletzungen des verlängerten Marks in der Nähe der Quintuskerne haben daher allgemeine Reflexkrämpfe im Gefolge, wobei übrigens an diesen auch die Reizung anderer sensibler Wurzeln der medulla oblongata betheiligt sein mag[1]).

Fast alle Reflexerscheinungen tragen den Charakter der Zweckmässigkeit an sich. Bei den Oblongatareflexen erhellt dies unmittelbar aus der oben gegebenen Schilderung ihrer Bedingungen und ihres geordneten Zusammenwirkens. Auch bei den Rückenmarksreflexen gibt sich aber dieser zweckmässige Charakter in den einzelnen Beobachtungen meistens zu erkennen: wenn z. B. eine Hautstelle gereizt wird, so bewegt das Thier den Arm oder das Bein in einer Weise, die sichtlich auf die Entfernung des Reizes gerichtet ist; wird der Reflex stärker, so betheiligt sich zunächst die gegenüberliegende Extremität in entsprechendem Sinne, oder das Thier führt eine Sprungbewegung aus, durch welche es der Einwirkung des Reizes zu entfliehen scheint. Nur wenn die Bewegungen einen krampfhaften Charakter annehmen, wie es bei sehr starken Reizen oder gesteigerter Erregbarkeit vorkommt, verlieren sie diesen Charakter der Zweckmässigkeit. Der letztere hat nun hier die Frage veranlasst, ob die Reflexe als mechanische Erfolge der Reizung und ihrer Ausbreitung in dem Centralorgan oder aber als Handlungen von rein psychologischem Charakter anzusehen seien, die als solche, ähnlich wie die willkürlichen Bewegungen, einen gewissen Grad von Bewusstsein voraussetzen lassen. Aber in dieser Form ist die Frage offenbar falsch gestellt. Dass die Einrichtungen des Centralorgans, ähnlich denjenigen einer mit umfassenden Selbstregulirungen versehenen Maschine, zweckmässige Erfolge mit mechanischer Nothwendigkeit herbeiführen, daran kann, namentlich angesichts der in hohem Grad zweckmässigen und dennoch auf bestimmten mechanischen Bedingungen beruhenden Beschaffenheit

1) NOTHNAGEL, VIRCHOW's Archiv Bd. 44, S. 4.

der Oblongatareflexe, nicht wohl gezweifelt werden. Es frägt sich nur, ob diese Erfolge gleichzeitig eine psychologische Seite besitzen, also in der Form von Vorstellungen dem Bewusstsein gegeben sind. Da wir uns hier nur mit den körperlichen Grundlagen des Seelenlebens zu beschäftigen haben, so werden wir auf diese psychologische Frage erst an einer späteren Stelle eingehen können[1].

2. Automatische Functionen.

Mehrere unter den motorischen Gebieten, welche aus Anlass eines Reflexes in Function treten können, empfangen gleichzeitig Impulse, die unmittelbar von ihren Centralpunkten ausgehen. Alle solche Erregungen, welche den Nervencentren nicht von aussen mitgetheilt sind, sondern in ihnen selbst entspringen, pflegt man automatische Erregungen zu nennen. Nicht nur Muskelbewegungen, sondern auch Empfindungen und Hemmungen bestimmter Bewegungen können auf diese Weise entstehen. Nicht immer ist es aber leicht, die automatische Reizung von solchen Erregungen zu unterscheiden, die aus äusseren Reizen hervorgehen oder wenigstens dem erregten Centrum von aussen, z. B. von irgend einem andern Punkt des Centralorgans, mitgetheilt sind. Auf alle unsere Sinne wirken fortwährend schwache Reize ein, welche zum Theil in den Structurverhältnissen der Sinnesorgane selbst ihren Grund haben. Diese schwachen Erregungen, wie sie z. B. durch den Druck bewirkt werden, unter dem die Netzhaut im Auge, die schallpercipirenden Membranen im Gehörlabyrinth stehen, sind natürlich für die empfindenden Nervencentren durchaus den äusseren Erregungen äquivalent. Sondern wir nun derartige Fälle ab, so scheint bei allen automatischen Erregungen die nämliche oder doch eine ähnliche Form innerer Reizung zu bestehen, indem überall bestimmte Zustände oder Veränderungen des Blutes denselben zu Grunde liegen.

Unter dem Einfluss automatischer Erregungen von Seiten des Rückenmarks scheinen vor allem die Muskeln gewisser Organe des Ernährungsapparates zu stehen: so die Ringmuskeln der Blutgefässe, deren Lumen sich nach Durchschneidungen des Rückenmarks erweitert[2], sowie die Schliessmuskeln der Blase und des Darms[3], an denen man ähnliche Erfolge beobachtet hat. Zweifelhafter ist es, ob solche dauernde, sogenannte tonische Erregungen auch den Skeletmuskeln zufliessen, wie dies vielfach angenommen wurde. Die Durchschneidung eines zum Muskel sich

1) Vgl. im vierten Abschnitt die Untersuchung über das Bewusstsein.
2) Goltz und Freusberg, Pflüger's Archiv Bd. 8, S. 460.
3) Masius, Bulletin de l'académie de Belg. 1867, 68, t. 24 et 25.

begebenden Nerven hat nämlich keine andern Erfolge, als sie auch einer auf andere Weise vorgenommenen Reizung der Muskelnerven nachfolgen [1]). Andere Erscheinungen, die auf eine tonische Erregung bezogen werden können, sind nachweislich reflectorischer Natur: so beobachtet man an vertical befestigten Thieren eine schwache Contraction der Beine, die aber regelmässig aufhört, sobald die hinteren Rückenmarkswurzeln durchschnitten sind [2]).

Von ungleich grösserer Bedeutung sind diejenigen automatischen Erregungen, die von dem verlängerten Mark ausgehen, obgleich sie sich auch hier unter normalen Verhältnissen auf die Innervation gewisser der Mechanik der Ernährung dienender Muskelgebiete zu beschränken scheinen. Die meisten der Reflexcentren, die wir vorhin in der Oblongata kennen lernten, sind zugleich automatische Centren. Die betreffenden Bewegungen dauern daher fort, auch wenn der sensorische Theil der Reflexbahn unterbrochen wurde. Hierher gehören die Athem- und Herzbewegungen sowie die Innervation der Blutgefässe. Jedem dieser Vorgänge entsprechen, wie wir sahen, zwei Centren, die jedenfalls auch räumlich gesondert sind: den Athembewegungen Centren der In- und der Exspiration, den Herzbewegungen Centren der Beschleunigung und der Hemmung des Herzschlags, der Gefässinnervation Centren der Verengerung und der Erweiterung des Gefässraumes. Von diesen Reflexcentren ist nun immer nur je eines zugleich automatisches Centrum oder steht wenigstens unter der vorwiegenden Wirkung der inneren Reize: so bei den Athembewegungen das Centrum der Inspiration, bei den Herzbewegungen das Centrum der Hemmung des Herzschlags, bei der Gefässinnervation das Centrum der Gefässverengerung. Vielleicht ist es die Lage der betreffenden Nervenkerne und die Art der Blutvertheilung in denselben,

---

1) Heidenhain, Physiologische Studien, Berlin 1856, S. 9. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858, S. 51 f. In letzterer Schrift sind Beobachtungen mitgetheilt, welche zeigen, dass jede Nervenreizung bald, bei geringerer Belastung, eine nachdauernde Verkürzung, bald, bei grösserer Belastung, eine nachdauernde Verlängerung des Muskels hinterlässt, und dass die der Durchschneidung folgende Nachwirkung sich in nichts von derjenigen anderer Zuckungen unterscheidet. Aehnliche Beobachtungen hat neuerdings Tschirjew (du Bois-Reymond's Archiv 1879, S. 78) an Kaninchen angestellt und daraus auf einen Tonus geschlossen, den er übrigens, entsprechend dem sogleich zu besprechenden Brondgeest'schen Phänomen, als einen reflectorischen auffasst und mit den von Erb (Archiv f. Psychiatrie V, S. 792) durch Reizung gewisser Muskelfasern erzielten Reflexen in Verbindung bringt. Ich habe einigen Zweifel, ob die von Tschirjew beobachteten Nachwirkungen der Nervendurchschneidung von den gewöhnlichen Nachwirkungen der Nervenreizung verschieden sind. Doch soll nach diesem Beobachter zugleich eine Zunahme der elastischen Nachschwingungen in Folge der Durchschneidung eintreten.

2) Brondgeest, Onderzoekingen over den tonus der willekeurige spieren, Utrecht 1860, S. 90. Auch dann verschwindet die Contraction, wie Cohnstein beobachtete, wenn das Bein unterstützt wird, indem man es auf einen Quecksilberspiegel lagert (Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1863, S. 165).

wodurch sie den automatischen Erregungen vorzugsweise zugänglich werden. Der normale physiologische Reiz aber, der, wie es scheint, die Erregung herbeiführt, ist jene Beschaffenheit des Blutes, welche sich beim Stillstand der Athmung oder überall da ausbildet, wo die Entfernung der oxydirten Blutbestandtheile gehindert ist. Im allgemeinen also scheinen Oxydationsproducte, theils das letzte Verbrennungsproduct, die Kohlensäure, theils niedrigere noch unbekannte Oxydationsstufen, in dem dyspnoischen Blut als Nervenreize zu wirken [1]). Die Anhäufung dieser Stoffe erregt das inspiratorische Centrum: es entsteht eine Einathmung, welche nun wieder in Folge der Aufblähung der Lunge das Exspirationscentrum reflectorisch erregt (S. 169). So schliesst in jener automatischen Reizung der Kreis der Selbstregulirungen sich ab, durch welche der Athmungsprocess fortwährend im Gange erhalten wird. Den ersten Anstoss gibt die Blutveränderung: sie erregt als innerer Reiz die Einathmung. Damit ist aber auch der weitere periodische Verlauf von selbst gegeben. Dem durch die Ausdehnung der Lunge erregten Exspirationsreflex folgt beim Zusammensinken des Organs Inspirationsreflex und gleichzeitig in Folge der erneuten Ansammlung von Oxydationsproducten abermalige automatische Reizung des Centrums der Inspiration.

Der automatischen Innervation des Hemmungscentrums für das Herz und des pressorischen Centrums für die Blutgefässe liegen, wie es scheint, die nämlichen Blutveränderungen zu Grunde. Man nimmt gewöhnlich an, dass es sich in beiden Fällen um Erregungen handelt, die nicht, wie bei der Athmung, in Folge der Selbstregulirung der Reizung rhythmisch auf- und abwogen, sondern um solche, die dauernd in gleichmässiger Grösse anhalten. Man folgert dies daraus, dass Trennung der Hemmungsnerven des Herzens, der Vagusstämme, den Herzschlag dauernd beschleunigt, und dass Trennung der Gefässnerven eine bleibende Erweiterung der kleinen Arterien herbeiführt. Aber diese Thatsachen schliessen nicht aus, dass nicht die automatische Erregung in beiden Fällen zwischen gewissen Grenzen auf- und abschwanke. In der That sprechen hierfür mehrere Erscheinungen, wie die abwechselnden Verengerungen und Erweiterungen, die man zuweilen an den Arterien beobachtet, und die meist nach Durchschneidung der Nerven verschwinden, ferner der Zusammenhang der Pulsfrequenz mit der Athmung, der zwar theilweise, wie wir gesehen haben, von den Volumänderungen der Lunge abhängt und durch Reflex sich erklärt, zum Theil aber noch auf einen andern Ursprung hinweist, da längerer Stillstand der Athmung, mag er in In- oder Exspirationsstellung erfolgen, auch das Herz zum Stillstande bringt. Beim Erstickungstod tritt

1) Vgl. mein Lehrbuch der Physiol. 4. Aufl. S. 412.

ferner regelmässig neben starker Erregung der Inspirationsmuskeln Verengerung der Blutgefässe und Hemmung des Herzschlags ein. Hiernach dürfen wir wohl annehmen, dass die automatische Reizung aller jener Centren der medulla oblongata auf analogen Blutveränderungen beruht, und die beobachteten Verschiedenheiten können leicht in den Verhältnissen der peripherischen Nervenendigung ihren Grund haben. Wir dürfen nämlich nicht übersehen, dass das Inspirationscentrum mit gewöhnlichen motorischen Nerven in Verbindung steht, deren Muskeln Schwankungen der Reizstärke, wenn sie nicht allzu rasch auf einander folgen, mit Remissionen ihrer Thätigkeit beantworten. Anders verhält sich dies mit den Herz- und Gefässnerven. Sie treten zunächst mit den Ganglien des Herzens und der Gefässwandungen in Verbindung und modificiren nur die von den letzteren an und für sich schon ausgehenden Innervationseinflüsse. Von allen Nerven getrennt, pulsirt das Herz, wenn auch in geändertem Rhythmus, fort, und bleibt die Gefässwandung wechselnder Verengerungen und Erweiterungen fähig. Die Ursachen, welche die Erregung dieser peripherischen Centren bestimmen, sind wahrscheinlich denjenigen sehr ähnlich, welche im verlängerten Mark der Athmungsinnervation zu Grunde liegen, und gleich diesen aus automatischen und reflectorischen Vorgängen zusammengesetzt, wobei der rhythmische Verlauf am Herzen und das Gleichgewicht zwischen Erregung und Hemmung an den Gefässen ebenfalls durch Selbstregulirungen zu Stande kommen, deren nähere Natur aber noch unerforscht ist [1]). Ueberall nun wo ein in einem Nerven geleiteter Reiz durch das Mittelglied von Ganglienzellen, sei es erregend, sei es hemmend, auf motorische Apparate wirkt, da wird der Vorgang in seinem Verlauf verlangsamt, so dass er sich über eine grössere Zeit vertheilt [2]). Demgemäss können auch Schwankungen der Reizung, die verhältnissmässig rasch vorübergehen, in solchen Fällen immer noch mit einer gleichmässig andauernden Erregung beantwortet werden. So stehen denn Athmungs-, Herz- und Gefässinnervation auch insofern in gegenseitiger Beziehung, als die automatischen Erregungen, aus welchen sie entspringen, wahrscheinlich auf die nämliche Quelle zurückleiten. Die Centren dieser Bewegungen bieten, wie es scheint, den inneren Reizen besonders günstige Angriffspunkte, denn kein anderes Centralgebiet reagirt so empfind-

---

1) Zwar sind bis jetzt nur Hypothesen in dieser Beziehung möglich, immerhin können solche dazu dienen, das Wesen der Vorgänge vorläufig zu veranschaulichen. So könnte man z. B. annehmen, das Blut wirke durch in ihm enthaltene Stoffe (vielleicht gleichfalls durch seine Oxydationsproducte) erregend auf die Bewegungsganglien, und zwar schneller auf diejenigen, die den Vorhof zur Contraction anregen, bei der Zusammenziehung der Vorhöfe werde aber ein Reflex ausgelöst, welcher die Bewegungen wieder hemmt.

2) Vgl Cap. VI.

lich wie dieses auf Schwankungen der Blutbeschaffenheit. Bei den übrigen Theilen des centralen Nervensystems kommen wahrscheinlich die Einflüsse des Blutes immer erst dadurch zur Wirksamkeit, dass von jenen Centren der Athmungs-, Herz- und Gefässinnervation aus der Blutstrom Veränderungen erfährt, welche zur Quelle centraler Reizung werden, so dass, direct oder indirect, die meisten automatischen Erregungen im verlängerten Mark ihren Ursprung haben. So bilden Erregungen des Gefässnervencentrums, welche den Blutstrom im Gehirn hemmen, wahrscheinlich in sehr vielen Fällen die Ursache allgemeiner Muskelkrämpfe. Der Ausgangspunkt der Reizung ist hier wohl meistens die Brücke, vielleicht zuweilen auch ein weiter nach vorn gelegener motorischer Hirntheil, wie die vordern Hirnganglien, Streifenhügel und Linsenkern [1]. Aehnliche Muskelkrämpfe von beschränkterer Ausdehnung kann das dyspnoische Blut sogar durch Reizung des Rückenmarks hervorbringen [2]. Abgesehen von diesen heftigeren Reizungszufällen, die immer nur durch bedeutende Circulationshemmungen entstehen können, befinden sich jedoch die unmittelbar vor dem verlängerten Mark gelegenen motorischen Centren in einer andauernden normalen Erregung, als deren wahrscheinliche Quelle ebenfalls das Blut betrachtet werden muss. Säugethiere nehmen, so lange die Hirnbrücke erhalten ist, auch wenn alle vor ihr gelegenen Theile entfernt wurden, eine Körperhaltung an, welche auf der Innervation zahlreicher Muskeln beruht: die Thiere bleiben aufrecht oder in einer andern mit Muskelspannung verbundenen Stellung. Bei niederen Wirbelthieren, welche keine eigentliche Brücke besitzen, nimmt in dieser Beziehung die medulla oblongata selbst deren Stelle ein. Ein Frosch, der vor dem verlängerten Mark enthauptet ist, kann in diesem Zustand Monate lang erhalten werden: während der ganzen Zeit bleibt er aufrecht sitzen, athmend und die Nahrung, die man ihm in den Schlund bringt, verschluckend, aber er rührt sich nicht von der Stelle, ausser wenn er gereizt wird, wo er zusammengesetzte Reflexbewegungen ausführt.

Von den über der Hirnbrücke gelegenen Theilen scheinen automatische Erregungen nur unter gewissen Bedingungen auszugehen, die unter physiologischen Verhältnissen entweder niemals oder nur zeitweise verwirklicht sind, und die bei normalen Zuständen wahrscheinlich immer, bei pathologischen wenigstens häufig in jenen Einwirkungen der Blutcirculation, welche von den automatischen Centren der medulla oblongata bestimmt werden, ihre Quelle haben. Hierher gehören vor allem jene Reizungs-

1) Kussmaul und Tenner, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen III, S. 77.
2) Luchsinger, Pflüger's Archiv Bd. 14, S. 383.

erscheinungen, welche die fast normalen Begleiter des Schlafes sind. Sie äussern sich am häufigsten und oft ausschliesslich als Erregungen sensorischer Hirntheile. So entsteht die gewöhnliche, rein sensorische Form des Traumes, bei welcher automatisch erregte Empfindungen, manchmal unter Mitwirkung anderer, die direct durch äussere Eindrücke geweckt sind, zu Vorstellungen verwebt werden. Zuweilen vermischen sich damit aber auch motorische Erregungen. Es entstehen Muskelbewegungen, am häufigsten der Sprachwerkzeuge, zuweilen auch des locomotorischen Apparates, die sich nun mit den Resultaten der sensorischen Erregung zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Reihe von Vorstellungen und Handlungen verknüpfen. Hierbei ist allerdings die automatische Erregung nicht mehr ausschliesslich bestimmend, sondern es treten zugleich die mannigfachen Wechselwirkungen der verschiedenen sensorischen und motorischen Centraltheile hervor, wie sie theils in der ursprünglichen Organisation derselben begründet liegen, theils in Folge der Function allmälig sich ausgebildet haben. Aber das Eigenthümliche des Traumes besteht darin, dass bei ihm der aus solchen Wechselwirkungen hervorgehende Ablauf der Vorstellungen immerwährend unterbrochen und gestört wird durch neue Erregungen, welche von der fortdauernden automatischen Reizung ausgehen; daher jene Incohärenz der Traumvorstellungen, welche eine zusammenhängende Gedankenreihe entweder nicht aufkommen lässt oder in der seltsamsten Weise verändert. Der Ursprung der automatischen Erregungen, welche der Schlaf im Gefolge hat, liegt höchst wahrscheinlich in den Innervationscentren des verlängerten Marks; Behinderungen der Respiration sind daher sehr häufige Begleiterinnen des Schlafes. Im Moment des Einschlafens vermindert sich, wie MOSSO durch Volummessungen des Armes nachwies, der Blutgehalt der peripherischen Organe, woraus auf vermehrten Blutzufluss nach dem Gehirn zu schliessen ist; zugleich entstehen auffallende Veränderungen in der Form des Pulses[1]. Man darf daher mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass zunächst in Folge der Abnahme der Athembewegungen beim Einschlafen das Blut dyspnoisch wird und dadurch theils auf die Gefässcentren theils auf andere Hirntheile, insbesondere die Grosshirnrinde erregend einwirkt. In der That treten auch andere Formen der automatischen Reizung, wie dyspnoische Krämpfe, epileptiforme Zuckungen, vorzugsweise leicht während des Schlafes auf.

Wo ähnliche Erregungen des Grosshirns im wachen Zustande sich einstellen, da entspringen sie sämmtlich pathologischen Zuständen. Ueberall leitet aber auch hier die Untersuchung auf Veränderungen der Blut-

1) MOSSO, Compt. rend. t. 82, 1876. Diagnostik des Pulses. Leipzig 1879, S. 12.

circulation als die Ursache solcher Erregungen hin. Diese Veränderungen können entweder einen localen Ursprung haben, indem sie von den Gefässen der Hirnhaut oder des Gehirns selbst ausgehen, oder sie können allgemeinere Störungen des Blutlaufs begleiten, daher Gehirnerkrankungen häufig als Folgen von Herz- und Gefässerkrankungen auftreten[1]). Aber auch in solchen Fällen, in denen die Gehirnerkrankung nicht direct aus Veränderungen des Blutlaufs entspringt, sind doch die Centren der Herz- und Gefässinnervation in einer latenteren Weise betheiligt, wie sich an den Veränderungen des Pulsschlags verräth, welche alle Formen der geistigen Störung begleiten und oft als früheste Symptome dieselbe verrathen[2]). Zugleich ist es bemerkenswerth, dass hierbei die Abweichungen des Pulses denjenigen zu entsprechen scheinen, die im tiefen Schlaf und überhaupt in Zuständen der Erschöpfung des Gehirns, z. B. als Nachwirkungen heftiger Affecte, wie des Schrecks, beobachtet werden: in allen diesen Fällen sinkt, obgleich die Zahl der Herzschläge meistens vermehrt ist, jede einzelne Pulscurve langsamer als gewöhnlich, es erscheint der sogenannte »pulsus tardus« der Kliniker. Diese Erscheinungen stehen durchaus im Einklang mit dem überall durch die psychiatrische Erfahrung festgestellten Satze, dass jede geistige Störung, auch wenn sie scheinbar einen rein functionellen Ursprung haben sollte, doch unausbleiblich zunehmende Veränderungen im Gehirn herbeiführt. Letztere pflegen sich anfänglich in Reizungs-, später, wenn einzelne Centralgebiete functionsunfähig werden, in Ausfallssymptomen zu äussern. Ihr Sitz ist regelmässig die Hirnrinde, und diffuse Erkrankungen der die Rinde überziehenden Gefässhaut stellen sich häufig als ihre nächsten Ursachen dar. Die Reizungserscheinungen, welche die geistige Störung begleiten, sind nun in hohem Grade denen ähnlich, wie sie normaler Weise im Schlafe auftreten, nur können sie einen weit intensiveren Grad erreichen. Wie jene gehören sie theils dem sensorischen, theils dem motorischen Gebiete an. Die sensorische Erregung äussert sich in Empfindungen und Vorstellungen der verschiedenen Sinne, oft an Stärke denjenigen gleich, welche durch äussere Eindrücke geweckt werden können, und daher nicht von ihnen zu unterscheiden. Solchen Hallucinationen gesellen sich Veränderungen der subjectiven Empfindungen, des Muskelgefühls, der Organgefühle, bei, von welchen wesentlich die Richtung des Gemüthszustandes abhängt. Motorische Reizungserscheinungen treten in der Form von Zwangshandlungen auf, welche meist durch ihre ungewöhnliche Energie auffallen. Auch hier vermengen sich, wie in den Träumen und Traumhandlungen, die aus automatischer

1) Hasse, Lehrbuch der Nervenkrankheiten, S. 360, 382. Griesinger, Pathologie und Therapie der psychischen Krankheiten. 2. Aufl. S. 199.

2) Wolff, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 26, S. 273.

Reizung hervorgegangenen Empfindungen und Bewegungstriebe mit der in der ursprünglichen und erworbenen Organisation des Gehirns begründeten Disposition zu einem zusammenhängenden, mit den Resten früherer Empfindungen verwebten Vorstellungsverlauf[1]. Im weiteren Verlauf machen jedoch die Reizungserscheinungen, wenn sie nicht rechtzeitig gehoben werden, Lähmungssymptomen Platz, welche davon herrühren, dass dieselben Ursachen, welche anfänglich erregend auf die nervösen Elementartheile wirkten, allmälig die Functionsfähigkeit derselben vernichten. Wie bei den Herderkrankungen umschriebene Lähmungen der Bewegung, so treten daher bei den diffusen Erkrankungen der Hirnrinde Schwächezustände auf, welche das ganze Functionsgebiet des Gehirns ergreifen können. Indem bald mehr eine sensorische, bald mehr eine motorische Provinz von der Veränderung betroffen wird, bald die Centraltheile der äusseren Sinne, bald die der subjectiven Empfindungen vorzugsweise alterirt sind, bald die automatische Reizung, bald die Abstumpfung der Function sich in den Vordergrund drängt, gewinnt der Irrsinn seine ausserordentlich mannigfachen Formen und Färbungen[2].

Vielfach hat man Innervationsvorgänge, bei denen in keinerlei Weise ein derartiger Ursprung aus inneren, durch die Ernährungssäfte bedingten Reizen sich nachweisen lässt, dennoch unter die automatischen Erregungen gerechnet, indem man von der Ansicht ausging, dass eine solche überall da vorauszusetzen sei, wo eine äussere Ursache nicht unmittelbar nachgewiesen werden könne. So sollten insbesondere die willkürlichen Bewegungen aus automatischer Innervation hervorgehen; aber auch für den Verlauf jener Vorstellungen, welche nicht unmittelbar aus äussern Sinnesreizen stammen, war man geneigt das nämliche anzunehmen. Natürlich mussten dann diese Vorgänge in den höheren Nervencentren von den klarer erkannten automatischen Erregungen der niedrigeren Centralgebilde völlig getrennt werden. Man setzte voraus, dass im ersten Fall die Seele die unmittelbare Ursache automatischer Erregungen sei. Erst an einem andern Ort werden wir auf die psychologischen Grundlagen dieser Anschauung eingehen können. Hier ist nur hervorzuheben, dass bei Betrachtung des physiologischen Mechanismus keinerlei zwingender Grund vorliegt, fremdartige Kräfte zu Hülfe zu nehmen, die irgendwo in den Zusammenhang der physiologischen Vorgänge eingreifen, denselben in Gang

---

1) Ein merkwürdiges Zeugniss für diese Analogie der ursächlichen Momente zwischen Traum und geistiger Störung scheint die von ALLISON hervorgehobene Erscheinung nächtlicher Geisteskrankheit zu liefern, wo die Individuen bei Tage anscheinend vollkommen geistig gesund sind, während bei Nacht regelmässig Hallucinationen, Tobsuchtanfälle u. s. w. auftreten. (Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 26, S. 618.)

2) Ueber die psychologische Seite des Schlafes, Traumes und der geistigen Störung sowie über die schlafähnlichen Zustände (den Hypnotismus) vgl. den vierten Abschn.

setzen oder unterbrechen. Wer freilich bei einem Kräftezusammenhang nur das Bild eines gestossenen Körpers im Auge hat, der seine Bewegung direct auf andere fortpflanzt, der muss bei den physiologischen Aeusserungen des Nervensystems nothwendig auf den Gedanken kommen, dass hier fortwährend Wirkungen ohne Ursachen auftreten. Wer sich aber daran erinnert, dass schon bei einem verhältnissmässig einfachen Mechanismus Kräftewirkungen fast beliebig lange latent bleiben, und dass daher die Wirkungen von ihren Ursachen weit getrennt sein können, der wird sich nicht entschliessen in jedem Vorgang, der nicht als ein einfaches Beispiel von Bewegungsübertragung sich darstellt, nun alsbald eine Bewegung ohne physikalische Ursache zu sehen. In der That wird es uns aber die allgemeine Mechanik des Nervensystems als eine wesentliche Eigenschaft der centralen Substanz kennen lehren, dass sie Kräftewirkungen in sich aufsammelt, um dieselben später erst unter neu hinzutretenden Bedingungen frei zu machen[1]. Da nun alle thierischen Bewegungen, mit Ausnahme der oben besprochenen, bei denen die automatische Reizung vom Blute ausgeht, auf vorausgegangene Vorstellungen, Empfindungen oder Eindrücke auf Empfindungsfasern zurückweisen, so kann man die Reflexbewegung, bei welcher die äussere Reizung von Empfindungsfasern sogleich in eine innere Erregung motorischer Fasern sich umsetzt, als das Urbild aller zusammengesetzten Innervationsvorgänge betrachten. Freilich darf man nicht meinen, mit dem Satze, alle centralen Functionen seien in gewissem Sinne complicirte Reflexe, irgend etwas schon erklärt zu haben. Es ist damit eben nur ausgesprochen, dass die Bewegungen, welche durch centrale Erregung entstehen, falls sie nicht, wie die Athem-, Herzbewegungen u. s. w., in die Classe der automatischen Reizungen durch das Blut gehören, schliesslich angeregt worden sind durch äussere Reize, welche die Empfindungsfasern getroffen haben. Desshalb braucht aber weder eine Aequivalenz noch sonst eine feste Beziehung zwischen dem äussern Empfindungsreiz und der reagirenden Bewegung zu existiren, wie denn schon bei der einfachen Reflexbewegung solches keineswegs der Fall ist. Vielmehr ist jede solche Bewegung wesentlich noch abhängig von den latenten Kräften, welche die gereizten Centraltheile in sich bergen, und von der ganzen Beschaffenheit des physiologischen Mechanismus, auf den die Erregung zunächst einwirkt.

---

1) Vgl. Cap. VI.

3. Functionen der Vier- und Sehhügel.

Die Vierhügel (Zweihügel, lobi optici der niedern Wirbelthiere) sind, wie bereits die Verfolgung der Leitungsbahnen gezeigt hat, sammt den Kniehöckern wesentlich Centralorgane des Gesichtssinns, und zwar steht, wie es scheint, das vordere Vierhügelpaar hauptsächlich zu den sensorischen, das hintere zu den motorischen Leistungen des Sehorgans in Beziehung (S. 127 f.). Bei den niederen Wirbelthieren, deren lobi optici Hohlräume besitzen, beeinflussen die in die letzteren hereinragenden grauen Hügel (die tori semicirculares) vorzugsweise die Bewegungen, während die Entfernung der Deckplatte Erblindung auf der entgegengesetzten Seite herbeiführt[1]. Die physiologischen Erfahrungen über die Vierhügel werden unterstützt durch die vergleichende Anatomie, welche lehrt, dass die Ausbildung dieser Centraltheile mit derjenigen des Sehorgans gleichen Schritt hält. Sie sind sehr entwickelt in der durch die Schärfe des Gesichts ausgezeichneten Classe der Vögel. Die Fische, deren Augapfel eine bedeutende Grösse erreicht, besitzen auch grosse lobi optici, nur bei einigen blinden Arten (Amblyopsis, Myxine) sind sie mit den Augen verkümmert[2].

Hat man alle vor den Vierhügeln gelegenen Hirntheile bei Thieren entfernt, so finden nicht bloss in Folge von Lichtreizen Reflexe auf die Pupille und die Muskeln des Auges statt, sondern auch die sonstigen Körperbewegungen werden durch die Lichteindrücke, welche in das Auge gelangen, beeinflusst. Vögel und Säugethiere folgen den Bewegungen einer brennenden Kerze mit dem Kopfe[3], und Frösche, welche durch Hautreize zu Fluchtbewegungen gezwungen werden, weichen einem in den Weg gestellten Hinderniss aus[4]. Hieraus ist zu schliessen, dass von dem Sehcentrum der Vierhügel aus nicht bloss die Augenmuskeln, sondern auch die Muskeln der Ortsbewegung in der Ausübung ihrer Functionen bestimmt werden können. Dies bestätigen überdies die Ausfallssymptome, die nach Exstirpationen oder Herderkrankungen der Vierhügel eintreten[5]; auch die Anatomie der Leitungsbahnen, welche in den Vierhügeln einerseits Vertretungen der Fasern des Opticus und der Augenmuskelnerven, anderseits durch die Schleife solche der Vorderstränge des Rückenmarks

---

1) Renzi, Ann. univers. di medicina 1863, 64. Auszug in Schmidt's Jahrb. d. Med. Bd. 124, S. 154.

2) Owen, Anatomy of vertebrates I, p. 254.

3) Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von Hein. I, S. 385.

4) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869, S. 65.

5) Vgl. oben S. 128.

nachweist, steht hiermit in vollem Einklang. Da nun aber ausserdem nicht nur directe Opticusfasern sondern von den grauen Kernen der Vierhügel aus auch intracentrale Fasern zur Grosshirnrinde aufsteigen, so werden die motorischen Innervationen, die im Vierhügel entstehen, an zwei Stellen durch Lichteindrücke ausgelöst werden können: in den Vierhügeln selbst und in der Grosshirnrinde. Hierdurch wird es begreiflich, dass zwar noch nach dem Wegfall der Hemisphären Bewegungen des Auges und der übrigen Körpermuskeln durch Lichteindrücke angeregt werden, dass aber nicht mehr alle Bewegungen, die bei unverletztem Gehirn vom Gesichtssinne ausgehen, bestehen bleiben. Vergleicht man das Verhalten der Thiere in beiden Fällen, so lässt sich nicht zweifeln, dass die Wegnahme der Grosshirnlappen jene Bewegungen aufhebt, welche ein complicirtes Zusammenwirken der Lichteindrücke theils mit andern Sinneserregungen, theils mit früher stattgehabten Empfindungen voraussetzen. Direct durch die Vierhügel finden nur entweder Abänderungen der ohnehin aus andern Ursachen im Gang befindlichen oder Anregungen solcher Bewegungen statt, welche unmittelbar den Eindrücken folgen, sei es als Reflexe des Augapfels, der Pupille und des Augenschliessmuskels, sei es als Abwehrbewegungen gegen starke Lichtreize. Die wahrscheinliche Function der Vierhügel dürfte demnach darin gesehen werden, dass sie Reflexcentren des Gesichtsinnes sind. Die nach Entfernung der übrigen Grosshirntheile durch sie vermittelten Bewegungen sind kaum in einem andern Sinne zweckmässig zu nennen als die Rückenmarksreflexe. Ihr Unterschied von diesen besteht nur darin, dass bei ihnen eine grössere Zahl von Muskelgruppen in coordinirte Action tritt. Dies ist aber angesichts des verwickelteren Zusammenflusses von Leitungsbahnen wohl begreiflich. Wie nun im Rückenmark einzelne Theile der Reflexbahnen wahrscheinlich zugleich der Zuleitung der Empfindungseindrücke nach dem Grosshirn und der Rückleitung der Bewegungsimpulse dienen, so dürften auch die Vierhügel, abgesehen von ihrer selbständigen Function als Reflexcentren, zugleich einerseits Uebertragungen an die Sehcentren der Rinde vermitteln anderseits Einflüsse von denselben empfangen.

Weit unsicherer sind die Aufschlüsse, die wir über die Function der Sehhügel (thalami optici) besitzen [1]. Verhältnissmässig am sichersten

1) Die Einen halten die Sehhügel für eine Art sensorium commune, für ein Gebilde, in welchem alle Empfindungen zusammenfliessen (Luys, Recherches sur le système nerveux, p. 342), nach Andern sollen sie motorische Organe sein, entweder überhaupt Einfluss auf die Ortsbewegung besitzen (Longet, Anatomie und Physiol. des Nervensystems I, S. 658) oder speciellen Bewegungen, nämlich denen der Brustglieder, vorstehen (Schiff, Lehrbuch I, S. 342). Die erste Ansicht stützt sich vorwiegend auf anatomische, die zweite auf physiologische Untersuchungen. Uebrigens ist der von

festgestellt sind hier die Erscheinungen, die der Verletzung, namentlich der Durchschneidung eines Sehhügels folgen. Die in Folge dieser Operation regelmässig eintretende Störung besteht in einer Veränderung der Ortsbewegung, indem die Thiere, wenn sie gerade nach vorn gehen wollen, statt dessen eine Kreisbahn beschreiben. Man hat diese Bewegungsform, weil sie der Bewegung eines Pferdes in der Reitbahn gleicht, die »Reitbahnbewegung« (mouvement de manège) genannt. Fällt die Verletzung in das hintere Dritttheil eines Sehhügels, so dreht sich das Thier nach der Seite der unverletzten Hirnhälfte; fällt sie weiter nach vorn, so geschieht die Drehung nach der verletzten Seite [1]). Die Beobachtung zeigt, dass diesen abnormen Bewegungen eine abnorme Haltung des Körpers zu Grunde liegt, die schon in der Ruhe beobachtet wird, sobald nur die Muskeln in Spannung versetzt werden. Fällt nämlich der Schnitt in das hintere Dritttheil des Sehhügels, so entsteht folgende Haltung: die beiden Vorderfüsse sind nach der Seite des Schnitts, der eine also nach aussen, der andere nach innen gedreht, die Wirbelsäule, namentlich der Hals, ist nach der entgegengesetzten Seite gerichtet. Augenscheinlich ist nun die abnorme Bewegung lediglich die Folge dieser abnormen Haltung. Das Thier muss, wenn es auf alle Muskeln das gleiche Mass willkürlicher Innervation anwendet wie früher, statt gerade auszugehen, nach derselben Seite sich bewegen, nach welcher Wirbelsäule und Kopf gedreht sind, ähnlich wie ein Schiff, dessen Steuer man dreht, aus seiner geraden Bahn abgelenkt wird. Unterstützt wird nun diese Bewegung noch durch die Drehung der Vorderbeine, die gleich einem Ruder wirkt, welches von der Seite, gegen die es gekehrt ist, das steuernde Schiff ablenkt. Bei der Verletzung der vordern Theile des Sehhügels ist die Wirbelsäule nach der

---

Luys behauptete Zusammenhang des Sehhügels mit allen sensorischen Nervenbahnen nicht nachzuweisen, anderseits aber ein solcher mit motorischen Bahnen zweifellos. Auch vom rein anatomischen Standpunkte ist also die erste Ansicht unhaltbar. Was die zweite betrifft, so ist der Ausdruck Longet's »Herd des Nerveneinflusses auf die Ortsbewegung« so allgemein, dass er eine bestimmte Auskunft über die Function des Sehhügels nicht gibt. Der durch Schiff wieder unterstützten Ansicht von Saucerotte, Serres u. A., dass die Thalami ausschliesslich in Beziehung zur Bewegung der Vorderextremitäten stehen, widersprechen die pathologischen Beobachtungen (Longet a. a. O. S. 412), und was die Resultate der Vivisection betrifft, so ist einerseits constatirt, dass auch Lähmungen der Hinterglieder nach Sehhügelverletzungen vorkommen, anderseits hervorzuheben, dass ein ungleicher Grad der Lähmung beider Gliedpaare, insbesondere vollständige Lähmung der Vorderglieder, in vielen Fällen von Hemiplegie beobachtet wird (Vulpian, Physiologie du système nerveux, p. 658). Es fällt hier in Betracht, dass operative Eingriffe entweder nur einen Theil der Functionen des Sehhügels aufheben, oder aber, wenn man die vollständige Exstirpation versucht, umgebende Theile mit zerstören. Nur über den einen Punkt sind gegenwärtig fast alle Beobachter einig, dass der Sehhügel seinen Namen mit Unrecht führt, dass er nicht, wie man früher angenommen hatte, das hauptsächlichste Ursprungsganglion des Sehnerven ist.

1) Schiff, Lehrbuch der Physiol. I, S. 343.

entgegengesetzten Seite abgelenkt, daher nun auch die Drehbewegungen die entgegengesetzte Richtung annehmen[1]).

Gegenüber diesen auffallenden Erscheinungen, welche die quere Durchschneidung eines Sehhügels hervorbringt, sind die Störungen, welche man bei Krankheitsherden in einem oder beiden Sehhügeln fand, mochten diese nun beim Menschen entstanden oder bei Thieren künstlich hervorgebracht sein, ausserordentlich geringfügig; auch besteht darüber keineswegs schon eine zureichende Uebereinstimmung der Beobachter. Während Nothnagel[2]) selbst umfangreiche Zerstörungen völlig symptomlos verlaufen sah, gibt Ferrier[3]) Störungen der Sensibilität auf der entgegengesetzten Seite als constanten Erfolg an. Nicht minder gehen die Angaben der klinischen Beobachter aus einander; doch scheint es sich auch hier nach Ausscheidung derjenigen Fälle, in denen die Hirnschenkel mit betroffen wurden, als hinreichend sicher herauszustellen, dass die bewusste Sensibilität sowohl wie die willkürliche Beweglichkeit der Körpertheile keine merklichen Störungen erfahren[4]). Daraus nun zu schliessen, dass diese Gebilde überhaupt für die durch Empfindungsreize ausgelösten Bewegungen bedeutungslos seien, würde natürlich übereilt sein. Denn falls etwa in ihnen Reflexübertragungen von sensorischen auf motorische Bahnen stattfinden sollten, so würde dies offenbar nicht hindern, dass nach ihrer Zerstörung die directen Verbindungen zwischen der Grosshirnrinde und den Körperorganen noch ungestört functioniren könnten. In der That weisen pathologische Erfahrungen, die namentlich Crichton Brown[5]) gesammelt hat, und die freilich noch der Vervollständigung bedürfen, darauf hin, dass die Reflexerregbarkeit der Haut in Folge von Sehhügelläsionen alterirt wird. Hiermit dürften sich auch die Beobachtungen Ferrier's in Einklang bringen lassen, da bei Thieren die wirkliche An-

1) Schiff, welcher zuerst auf den Zusammenhang der Reitbahnbewegungen mit der Haltung der Wirbelsäule und der Vorderglieder hinwies, hat eine Veränderung an den Hintergliedmassen bei Sehhügelverletzungen nicht beobachtet. Dies hat möglicherweise darin seinen Grund, dass Schiff's Durchschneidungen vorzugsweise die inneren Theile der Sehhügel trafen, da die äussersten ohne gleichzeitige Verletzung des nucleus caudatus nicht wohl getroffen werden können. Wird der Hirnschenkel tiefer unten, nahe der Brücke verletzt, so treten aber auch Störungen in den Bewegungen der Hinterglieder ein, in Folge deren nun die Ablenkung viel bedeutender ist, indem die Thiere nicht mehr, wie bei der Reitbahnbewegung, einen Kreis beschreiben, in dessen Peripherie sich ihre Längsaxe befindet, sondern sich um ihre eigene Ferse drehen. Man hat diese Form der Bewegung »Zeigerbewegung« genannt, weil bei ihr der Körper der Thiere sich ähnlich einem Uhrzeiger dreht. Bei den tiefer unten ausgeführten Hirnschenkelverletzungen ist es aber stets zweifelhaft, in wieweit mit Fasern der Haube auch solche des Hirnschenkelfusses getroffen sind.

2) Nothnagel, Virchow's Archiv Bd. 58, S. 429 und Bd. 62, S. 203.

3) Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 268.

4) Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 235 f.

5) West-Riding Lunatic Asylum-Reports Vol. V. Vgl. auch Nothnagel a. a. O. S. 248.

ästhesie und die aufgehobene Reflexerregbarkeit sehr schwer zu unterscheiden sind. Uebrigens ist zu bemerken, dass, wenn sich diese Ansicht bestätigen sollte, eine vollständige Aufhebung der Reflexe niemals zu erwarten ist, da solche immerhin im Rückenmark und verlängerten Mark noch ausgelöst werden können, ein Umstand, der natürlich die Erkennung der Sehhügelstörungen erheblich erschweren muss. Vor allem aber müssen wir uns bei der Deutung derselben von der Vorstellung losmachen, dass je nur eine motorische und sensorische Leitungsbahn das Grosshirn mit den Körperorganen verbinde, eine Vorstellung, die immer noch bei der Beurtheilung physiologischer Versuche sich geltend macht, obgleich sie schon durch die anatomischen Thatsachen hinreichend widerlegt wird. Auch die oben geschilderten Störungen der Ortsbewegung, die nach einseitiger Durchschneidung des Sehhügels auftreten, sind durchweg von diesem unzulässigen Standpunkte aus beurtheilt worden; insbesondere hat man darüber gestritten, ob dieselben als Lähmungen des Willenseinflusses oder als dauernde Reizungen zu deuten seien[1]. Wenn nur zwischen diesen beiden Anschauungen die Wahl offen stünde, so müsste zweifellos der ersten der Vorzug gegeben werden. Die lange Dauer der Störung, wenn die Sehhügelverletzung eine vollständige war, namentlich aber die Beobachtung, dass im Moment der Verletzung, falls diese den reizbaren Hirnschenkel getroffen hat, also unter dem Einfluss der Reizung. zuweilen eine Bewegung entsteht, die jener gerade entgegengesetzt ist, welche später dauernd sich ausbildet, scheinen hier entscheidend. Dennoch lässt es sich leicht constatiren, dass von einer Aufhebung des Willenseinflusses nicht die Rede sein kann. Trotz der Bewegungsstörungen bleibt die willkürliche Innervation jedes einzelnen Muskels so lange möglich, als die vor dem Sehhügel gelegenen Hirntheile erhalten bleiben. Verletzt man aber beim Frosch, dessen Grosshirnlappen entfernt wurden, so dass er keine willkürlichen Bewegungen mehr macht, den Thalamus oder den Zweihügel der einen Seite, so geschehen alle auf sensible Reizung eintretenden Fluchtbewegungen im Reitbahngang. Bei Säugethieren ist dieser Versuch meines Wissens nicht ausgeführt; doch behalten Kaninchen nach Wegnahme der Grosshirnlappen und der Ganglien des Streifenhügels, so lange die Sehhügel erhalten bleiben, ihre normale Körperstellung bei und führen auf Reizung der Haut zweckmässige und geordnete Fluchtbewegungen aus. Diese Thatsachen beweisen offenbar, dass nicht diejenigen Bahnen, welche die Leitung der Willensimpulse zu den Muskeln vermitteln,

---

1) Die Lähmungstheorie wurde hauptsächlich von SCHIFF (a. a. O. S. 346), die Reizungstheorie von BROWN-SÉQUARD (Lectures on the central nervous system, p. 198) vertreten. Nach der letzteren müssten sich natürlich die Kreuzungen entgegengesetzt verhalten.

in den Sehhügeln sich sammeln, sondern dass die letzteren im Gegentheil solche Centren der Locomotion sind, welche noch unabhängig vom Willen functioniren können, deren sich übrigens immerhin auch der Wille zur Hervorbringung gewisser combinirter Bewegungsformen bedienen mag. Zunächst sind es aber, wie es scheint, Tasteindrücke, welche die von den Sehhügeln ausgehende Erregung der locomotorischen Werkzeuge bestimmen. Hiernach dürfte die wahrscheinlichste Deutung, welche wir diesen Gebilden geben können, die sein, dass dieselben Reflexcentren des Tastsinns darstellen, in denen durch die Tasteindrücke sofort zusammengesetzte Körperbewegungen ausgelöst werden[1]. Im Vergleich mit dem Rückenmark dürften sie aber als Reflexcentren höherer Ordnung zu bezeichnen und als solche in nächste Analogie mit gewissen Ganglienkernen des verlängerten Marks und mit den Vierhügeln zu stellen sein. Die Analogie mit den Vierhügeln ist anscheinend nur in einer Beziehung eine unvollkommene. Thiere, denen die Vierhügel geraubt sind, erblinden vollständig; Thiere, deren Sehhügel zerstört wurden, verlieren aber nicht die Sensibilität der Haut. Dieser Unterschied lässt sich jedoch aus dem verschiedenen Verlauf der direct zur Grosshirnrinde emporsteigenden sensorischen Fasern genügend erklären. Die centralen Opticusfasern, welche aus den Nervenkernen der Kniehöcker zur Hirnrinde gelangen, sind dem vorderen Vierhügelpaar so sehr genähert, dass sie mit diesem immer gleichzeitig getrennt werden müssen. Dagegen verläuft die direct aufsteigende Bahn der Hinterstränge hinreichend getrennt von jenem Theil derselben, welcher in die Sehhügel eintritt.

Aus der hier aufgestellten Ansicht über die Bedeutung der Sehhügel lassen sich nun die Bewegungsstörungen, welche der halbseitigen Durchschneidung derselben folgen, auch im einzelnen befriedigend ableiten. Die Bewegungen unserer Skeletmuskeln sind zunächst abhängig von den Sinneseindrücken: sie richten sich nach diesen, noch bevor der Wille bestimmend und verändernd einwirkt. In erster Linie stehen aber hier die beiden räumlich auffassenden Sinne, also neben dem Gesichtssinn der Tastsinn. Unsere unwillkürlichen oder durch den Willen zwar zuerst angeregten, aber nun der reflectorischen Selbstregulirung überlassenen Bewegungen richten sich fortwährend nach den Tasteindrücken. Durch sie

---

1) Schon in der ersten Auflage dieses Werkes (1873) habe ich diese Auffassung von der Function der Sehhügel vertreten, dieselbe aber damals nur auf die Erscheinungen nach der queren Durchschneidung stützen können. Seitdem ist Crichton Browne durch seine oben erwähnten klinischen Beobachtungen zu einer ähnlichen Anschauung gekommen, und selbst Nothnagel, der sich sonst noch allen derartigen Deutungen gegenüber skeptisch verhält, neigt sich derselben zu. Uebrigens scheint mir der Ausdruck »zusammengesetztes Reflexcentrum« hier geeigneter zu sein als der vom letzteren Forscher gebrauchte »psychisch-reflectorisches Centrum«, der Missdeutungen zulässt. (Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 251.)

werden insbesondere die Ortsbewegungen sowie die Tastbewegungen der Arme und Hände geregelt. Ebenso sind diejenigen Muskelspannungen, die in den verschiedenen ruhenden Körperstellungen, wie beim Sitzen, Stehen, eintreten, durch die Tasteindrücke bestimmt. Die letzteren lösen, wie wir annehmen, in den Sehhügelcentren motorische Innervationen aus, welche genau der in den Tasteindrücken sich spiegelnden Körperhaltung entsprechen. Wird nun eines jener bilateralen Centren entfernt, so können die von ihm abhängigen Innervationen nicht mehr erfolgen, während das Centrum der andern Seite noch fortwährend functionirt: so müssen denn die schon in den ruhenden Körperstellungen bemerkbaren Verbiegungen eintreten, mit welchen unmittelbar die Störungen bei der Bewegung zusammenhängen. Diese letzteren sind theils direct durch jene Verbiegungen, theils dadurch verursacht, dass während der Bewegung die veränderte Innervation natürlich im gleichen Sinne sich geltend macht. Aber dabei bleibt die Leitung der Empfindungseindrücke zum Gehirn und der willkürlichen Bewegungsimpulse zu den Muskeln erhalten. So kommt es, dass die anfänglichen Störungen mit der Zeit geringer werden, ja vollständig sich ausgleichen können, ohne dass die anatomische Veränderung beseitigt oder auch nur gemindert wäre. Willkürlich verbessert das Thier seine falschen Bewegungen, und es lernt so allmälig die Störungen des niedrigeren Centralorgans durch das höhere compensiren[1]).

Die in die Sehhügel eintretenden motorischen Bahnen erfahren, wie früher erwähnt wurde, beim Menschen und bei den Thieren nur theilweise Kreuzungen. Diese physiologische Thatsache gewinnt nun Licht durch die physiologischen Functionen des Sehhügels. Wenn wir die wahrscheinliche Bedeutung der partiellen Kreuzungen überhaupt darin erkannten, dass durch sie verschiedenartige Muskelgruppen beider Körperhälften zu gemeinsamen Functionsherden geführt werden, so wird dies vor allem für jene Centraltheile gelten, welche unabhängig vom Willen in Wirksamkeit treten können. Unter ihnen muss aber vorzugsweise das regulatorische Centrum der Ortsbewegung derartige Verbindungen erforderlich machen. Aus den Verkrümmungen, welche die Theile nach einseitiger Sehhügelverletzung erfahren, lassen sich hier sogar die einzelnen Bahnen, welche sich kreuzen und nicht kreuzen, bestimmen. Bei den Säugethieren sind wahrscheinlich die Rotatoren der Wirbelsäule sowie die Pronatoren (Vorwärtsdreher) und Beuger der Vorderextremität durch eine geradläufige,

1) Der Vermuthung Meynert's, dass es sich bei den Sehhügelverletzungen um Störungen der Muskelempfindungen handle (Wiener med. Jahrb. 1872, II), stehen, wie ich glaube, positive Thatsachen nicht in zureichender Weise zur Seite. Auch weisen, wie wir im vorigen Capitel schon gesehen haben und weiter unten noch näher besprechen werden, anderweitige Erfahrungen darauf hin, dass die Muskelempfindungen, wie überhaupt die bewussten Empfindungen, in der Hirnrinde localisirt sind.

die Supinatoren (Rückwärtsdreher) und Strecker durch eine gekreuzte Bahn vertreten[1]). Rechts muss also das Centrum für die Beuger und Pronatoren der rechten, die Strecker und Supinatoren der linken Seite, links das Centrum für die Strecker und Supinatoren der linken, die Beuger und Pronatoren der rechten Seite gelegen sein. Für die Hinterextremität gelten wahrscheinlich dieselben Verhältnisse. Findet die Kreuzung durch die hintere Commissur statt, so sind demnach in dieser die Bahnen für die Strecker und Supinatoren zu vermuthen, während die Bahnen für die Beuger und Pronatoren sowie für die Muskeln des Halses und der Wirbelsäule in den geradläufigen Bahnen der Haube verlaufen werden. Durchschneidung eines Sehhügels in seinem hinteren Theil bewirkt daher bei aufrechter Stellung statt des gewöhnlichen Gleichgewichts der Muskelspannungen auf der gleichen Seite Auswärtsrollung, auf der entgegengesetzten Einwärtsrollung der Extremität und gleichzeitig eine Krümmung der Wirbelsäule nach der dem Schnitt entgegengesetzten Seite, nach welcher auch der Reitbahngang bei eintretender Ortsbewegung gerichtet ist[2]). Diese Verkrümmungen treten aber, wie wir annehmen, desshalb ein, weil von den Hautstellen der Seite, auf welcher der Sehhügel getrennt ist, keine Erregungen mehr in den Centren dieses Hirnganglions anlangen, womit auch die durch solche Erregungen ausgelöste motorische Innervation ausbleibt. Von den sensorischen Bahnen ist hierbei vorausgesetzt, dass sie bloss gleichseitig im Sehhügel vertreten sind, eine Annahme, die sich allerdings nicht direct beweisen lässt, weil die zum Sehhügel geleiteten sensorischen Erregungen eben nicht bewusste Empfindungen sind.

Es ist denkbar, dass mit dieser Beziehung der Körperbewegungen zu den Tasteindrücken die Function des Sehhügels noch nicht erschöpft ist. Möglich, dass durch die Fasern, die aus ihm zum tractus opticus verfolgt werden können, die Beziehung der Gesichtseindrücke zu den Körperbewegungen, welcher schon die Vierhügel theilweise bestimmt sind, sich vervollständigt. Wenn derselbe motorische Mechanismus, der von den

---

1) Beugung und Pronation, Streckung und Supination sind nämlich im allgemeinen an einander gebunden, theilweise sind sie sogar von den nämlichen Muskeln abhängig, so dass jedenfalls übereinstimmende Bahnen für dieselben vorausgesetzt werden müssen.

2) Die Umkehrung des letzteren bei Verletzungen, die in den vordern Theil des Sehhügels fallen, steht zu der combinirten Wirkung der beiderseitigen Muskeln nicht in Beziehung, da sie nur in der wahrscheinlich am Boden der Sehhügel eintretenden Kreuzung der Bahnen für die Muskeln der Wirbelsäule, wodurch nun die Verkrümmung der letzteren eine der vorigen entgegengesetzte wird, ihren Grund hat. Leitet man die Verdrehungen mit Brown-Séquard von einer dauernden Reizung oder mit Meynert von verminderter Muskelempfindung ab, so muss man natürlich entgegengesetzte Kreuzungsverhältnisse annehmen: es würden also dann die Bahnen für die Beuger und Pronatoren sowie für die Muskeln der Wirbelsäule sich kreuzen, diejenigen für die Strecker und Supinatoren auf der nämlichen Seite verbleiben.

Tasteindrücken aus regulirt wird, auch vom Sehorgan angeregt werden könnte, so würde eine solche Einrichtung offenbar wesentlich zur Vereinfachung der centralen Vorrichtungen beitragen. Möglich auch, dass noch Verbindungen mit Centralbahnen anderer Sinnesnerven existiren; doch sind alle in dieser Beziehung beigebrachten Beobachtungen noch allzu unsicher: selbst von den Sehstörungen, welche nach Läsionen des hinteren Dritttheils der Thalami einzutreten pflegen[1]), ist es sehr fraglich, ob sie nicht durch die gleichzeitige Beeinträchtigung der Vierhügel veranlasst sind. Bei den niederen Wirbelthieren scheinen die Functionen, welche bei den Säugethieren den Sehhügeln zukommen, theilweise den Zweihügeln oder lobi optici übertragen zu sein. Wenigstens stimmen die Störungen, welche die Verletzung oder Abtragung der Zweihügel bei Fröschen im Gefolge hat, abgesehen von den gleichzeitig eintretenden Störungen des Sehens, im wesentlichen mit den Erscheinungen überein, die man nach Sehhügelverletzungen beobachtet[2]). Dies entspricht einigermassen der anatomischen Thatsache, dass die Thalami bei diesen Thieren sehr unbedeutende Gebilde sind im Vergleich mit den stark entwickelten Zweihügeln.

4. Functionen der Streifenhügel.

Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass Verletzungen der Streifenhügel bei Thieren sowohl wie beim Menschen Störungen der willkürlichen Bewegung nach sich ziehen. Bei Thieren machen sich dieselben meist nur als eine Parese der beiden Extremitätenpaare geltend, die wieder beim Hunde bedeutender ist als beim Kaninchen. Beim Menschen dagegen ist regelmässig eine vollständige Paralyse der Arme und Beine nebst mangelhafter Beweglichkeit der Rumpfmuskulatur zu beobachten; von den motorischen Gehirnnerven ist nur der Facialis in die Lähmung eingeschlossen. Krankheitsherde im gestreiften Kern und im Linsenkern verhalten sich in dieser Beziehung vollkommen gleich. Bedingung zum Auftreten der paralytischen Symptome ist aber die rasche Entstehung des Herdes; langsam wachsende Geschwülste in diesen Ganglien können unter Umständen völlig symptomlos verlaufen. Im Moment der Entstehung werden zuweilen auch motorische Reizerscheinungen beobachtet. So bringt nach NOTHNAGEL die mechanische oder chemische Reizung eines im gestreiften Kern nahe dem freien Rand gelegenen Punktes beim Kaninchen

1) RENZI, Annali univers. di medicina, vol. 189, p. 419. Pathologische Beobachtungen vgl. bei NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 237.
2) GOLTZ, Functionen der Nervencentren des Frosches, S. 52 u. f.

hastige Laufbewegungen hervor, welche meistens so lange andauern bis das Thier erschöpft zu Boden sinkt[1]). Aehnliche Laufbewegungen hat schon MAGENDIE nach der völligen Abtragung der Streifenhügel gesehen[2]). Dagegen sind anästhetische Erscheinungen bei Verletzungen dieser Ganglien niemals mit Sicherheit beobachtet worden. In den Fällen, wo sie beim Menschen vorkommen, ist wahrscheinlich stets die innere Kapsel des Linsenkerns und zwar speciell das hintere Dritttheil derselben, in welchem die sensorische Bahn direct zur Grosshirnrinde emporsteigt (S. 131), betheiligt gewesen[3]).

Die Resultate der pathologischen Beobachtung und der Vivisection stimmen demnach darin überein, dass die Streifenhügel ausschliesslich **motorische** Gebilde sind, ein Ergebniss, welches durch die Untersuchung der Leitungsbahnen wesentlich unterstützt wird (vgl. S. 131). Aber jene Resultate stehen insofern nicht im Einklang, als die Folgen der Zerstörung dieser Ganglien beim Menschen viel intensiver zu sein pflegen; namentlich bringt hier schon die Beseitigung **eines** Streifenhügels, die bei Thieren spurlos vorübergehen kann, eine deutliche halbseitige Lähmung hervor. Die Hauptursache dieses Unterschieds liegt ohne Zweifel in der verschiedenen relativen Bedeutung, welche die vorderen gegenüber den hinteren Hirnganglien besitzen. Je tiefer wir in der Reihe der Säugethiere herabgehen, um so mehr überwiegen die letzteren über die ersteren, um so geringer werden darum die Störungen, welche die Entfernung der vorderen Hirnganglien, um so intensiver jene, welche die Verletzung der Vier- und Sehhügel nach sich zieht. Während also beim Menschen die Reitbahnbewegungen und andere Störungen bei Degenerationen der Sehhügel oft ganz fehlen, immer aber bald compensirt werden, sind umgekehrt die Functionshemmungen nach Streifenhügelerkrankungen bei ihm viel entschiedener ausgeprägt. Dieses Verhältniss entspricht der anatomischen Thatsache, dass mit steigender Gehirnentwicklung die Ganglienmasse der Streifenhügel im Vergleich mit den Vier- und Sehhügeln zunimmt und ihr grösstes Uebergewicht endlich beim Menschen erreicht[4]).

---

1) NOTHNAGEL, VIRCHOW's Archiv Bd. 57, S. 209.

2) MAGENDIE, Leçons sur les fonctions du système nerveux I, p. 280. Vgl. auch SCHIFF, Lehrb. d. Physiol. I, S. 340.

3) NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 348.

4) Ein annäherndes Mass für das Verhältniss des Streifenhügels (sammt Linsenkern) zu den Vier- oder Sehhügeln lässt sich aus den Durchmesserverhältnissen der in beide Gangliengruppen eintretenden Fasermassen, des Fusses und der Haube, entnehmen. Das Verhältniss der Höhe des Fusses zu derjenigen der Haube ist nach MEYNERT beim Menschen annähernd = 1 : 1, bei Affen, Hunden, Pferden = 1 : 2, bei Katzen = 1 : 5, bei Schwein und Reh = 1 : 6, beim Meerschweinchen = 1 : 8. Ferner beträgt beim Menschen die Masse der Hemisphären 78 % des ganzen Gehirns, beim Affen 70, beim Hunde und Pferde 67, bei Katze und Reh 62, beim Meerschweinchen 45 %. Die Zahlen zeigen, dass mit der Masse des Hirnschenkelfusses auch die der

Die physiologische Bedeutung der vorderen Hirnganglien werden wir daher mit Wahrscheinlichkeit darin sehen können, dass sich in denselben verschiedene motorische Leitungsbahnen vereinigen, welche von der Gross- oder von der Kleinhirnrinde aus, vielleicht auch von beiden zugleich zu combinirter Function angeregt werden. Als Coordinationsganglien dürften sie somit, im Unterschied von den vorhin besprochenen Reflexganglien, zu bezeichnen sein. Ohne Zweifel können manche, vielleicht selbst alle jene zusammengesetzten Bewegungen, welche in den Coordinationsganglien ausgelöst werden, auch von den Reflexganglien, den Seh- und Vierhügeln, aus zu Stande kommen: so die Bewegungen der Extremitäten bei den Ortsveränderungen und anderen zu den Eindrücken des Tast- und Gesichtssinnes in directer Beziehung stehenden Handlungen. Der wesentliche Unterschied beider Apparate würde darin zu sehen sein, dass die Coordinationsganglien ausschliesslich durch die Einwirkung der ihnen von der Gross- oder Kleinhirnrinde zugeleiteten Impulse in Function treten, während in den Reflexganglien unmittelbar Eindrücke, die von bestimmten Empfindungsflächen aus zugeführt werden, zusammengesetzte Bewegungen hervorbringen. Die Zerstörung der ersteren hemmt daher die Einflüsse des Willens, ebenso wie sie selbst durch die Zerstörung der motorischen Provinzen der Hirnrinde ausser Function gesetzt werden. Dagegen können die Reflexganglien noch Wirkungen ausüben, auch wenn die Leitungsbahnen nach der Grosshirnrinde unterbrochen sind. Dies schliesst aber nicht aus, dass dieselben ausserdem aushülfsweise auch als Coordinationsapparate benutzt werden. Hierauf weist einerseits die allmälige Wiederherstellung der Function nach der Zerstörung der Coordinationsganglien anderseits die Thatsache hin, dass bei den niederen Säugethieren die Ausrottung der Streifenhügel die coordinirten Körperbewegungen keineswegs ganz beseitigt. Alle diese Erscheinungen werden einigermassen verständlich, wenn wir erwägen, dass neben der die grauen Massen der Streifenhügel durchsetzenden Bahn jedenfalls noch eine directe motorische Bahn und ausserdem wahrscheinlich eine solche, die zunächst die Seh- und Vierhügel berührt, von der Grosshirnrinde ausgeht. Die Bewegungsstörungen, welche nach der Unterbrechung irgend einer dieser Bahnen eintreten, werden im Verhältniss stehen zu der relativen Bedeutung, welche dieselbe bei der betreffenden Thierspecies besitzt; ausserdem aber wird durch die Benutzung der übrigen bis dahin andern Zwecken

Hemisphären wächst, während diese von der Haube und ihren Ganglien unabhängig ist. (Meynert, Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. 60, S. 447. Arch. f. Psychiatrie II, S. 633.) Beim Menschen ist ferner während des Fötallebens und noch längere Zeit nach der Geburt der Fuss sehr wenig entwickelt. (Meynert, Wiener Sitzungsberichte a. a. O. S. 452.)

dienenden Wege eine allmälige Ausgleichung der Störung ermöglicht werden. Wenn die letztere nicht sofort eintritt, so mag dies vor allem damit zusammenhängen, dass innerhalb der Grosshirnrinde selbst neue Leitungsverbindungen sich herstellen müssen, bevor die vorhandenen peripherischen Bahnen zu neuen Zwecken verwerthbar sind.

5. Functionen des Kleinhirns.

Die Bewegungsstörungen nach vollständiger Entfernung des kleinen Gehirns bei Thieren lassen im allgemeinen dem Symptomenbilde der Ataxie sich zurechnen. Alle Bewegungen werden schwankend und unsicher, während der Einfluss des Willens auf die einzelnen Muskeln nicht aufgehoben ist. Wird eine beschränkte Stelle des kleinen Gehirns gereizt, so entstehen krampfhafte Muskelbewegungen: Kopf und Wirbelsäule werden nach der dem Reiz entgegengesetzten Seite gedreht, indess die gleichseitigen Vorderbein- und Gesichtsmuskeln contrahirt sind [1]. Bei elektrischer Reizung beobachtete Ferrier ausserdem Bewegungen der Augen, von verschiedener Richtung je nach der gereizten Stelle; doch ist es unsicher, inwieweit bei diesen Erscheinungen Stromesschleifen auf die tiefer liegenden Vierhügel betheiligt waren [2]. Dauerndere Störungen treten nach der Durchschneidung einzelner Kleinhirntheile ein. Nach einem Schnitt durch die vorderste Gegend des Wurms pflegen die Thiere nach vorwärts zu fallen; bei ihren spontanen Bewegungen ist der Körper vorn übergeneigt, fortwährend zum wiederholten Fallen bereit. Ist der hintere Theil des Wurms durchschnitten, so wird dagegen der Körper nach rückwärts gebeugt, und es ist eine Neigung zu retrograden Bewegungen vorhanden [3]. Hat man die eine Seitenhälfte verletzt oder abgetragen, so fällt das Thier sogleich auf die der Verletzung entgegengesetzte Seite, und daran schliessen sich heftige Drehbewegungen um die Körperaxe, die meistens nach der verletzten, zuweilen aber auch nach der gesunden Seite gerichtet sind [4]. Ausserdem bemerkt man im Moment des Schnitts convulsivische

---

1) Nothnagel, Virchow's Archiv Bd. 68, S. 33.

2) Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 108.

3) Renzi, Ann. universal. 1863, 64. Auszug in Schmidt's Jahrb. der Medicin. Bd. 124, S. 157.

4) Ueber die Richtung der nach Kleinhirnverletzungen eintretenden Rollbewegungen sind die verschiedenen Beobachter durchaus uneins. Nach Magendie (Leçons sur les fonctions du syst. nerv. I, p. 257) sowie nach Gratiolet und Leven (Comptes rendus 1860, II, p. 917) erfolgt die Drehung gegen die verletzte, nach Lafargue (Longet a. a. O. I, S. 356) und Lussana (Journ. de la physiol. V, p. 433) nach der unverletzten Seite. Nach Schiff (Physiologie I, S. 358) geschieht die Rollung im letzteren Sinne, wenn der Brückenarm getrennt wurde, im ersteren, wenn die Kleinhirnhälfte selbst durchschnitten ist, und Bernard (Leçons sur la physiol. du syst. nerv. I, p. 488) bemerkt, dass Verletzungen des hintern Theils der Brückenarme Rotation nach derselben

Bewegungen der Augen, welchen eine dauernde Ablenkung derselben, meist im nämlichen Sinne, in welchem auch die Rollbewegung stattfindet, nachfolgt. Wurde z. B. die rechte Kleinhirnhälfte durchschnitten, so werden beide Augen nach rechts gedreht, wobei das rechte etwas nach unten, das linke nach oben sich richtet [1]. Beide Lageänderungen entstehen, wenn auf der verletzten Seite der äussere gerade und der obere schräge Augenmuskel, auf der unverletzten der innere gerade und der untere schräge Augenmuskel in stärkere Spannung versetzt sind.

Ganz ähnliche Erscheinungen, wie man sie nach Verletzungen des Cerebellums beobachtet, treten ein, wenn die unteren oder mittleren Kleinhirnstiele getrennt sind, die übrigens entweder selbst oder in ihren Ausstrahlungen fast unvermeidlich bei jeder Verletzung des Kleinhirns mitbetroffen werden. Namentlich ist es aber aus diesem Grunde sehr zweifelhaft, ob die nach Durchschneidung der Seitentheile beobachteten Bewegungsstörungen nicht vielmehr auf die gleichzeitige Trennung der Brückenarme bezogen werden müssen.

Den Beobachtungen an Thieren entsprechen die klinischen Erfahrungen beim Menschen, insofern auch hier Bewegungsstörungen ähnlicher Art als das constanteste Symptom sich darbieten. Sie bestehen meist in unsicherem und schwankendem Gang, zuweilen auch in ähnlichen Bewegungen des Kopfes und der Augen [2]; weniger scheinen die Vorderextremitäten ergriffen zu sein, und nur sehr selten sind beim Menschen jene gewaltsamen Drehbewegungen beobachtet, welche bei Thieren einseitige Verletzungen der Seitentheile oder mittleren Kleinhirnstiele begleiten. Letzteres hat wohl darin seinen Grund, dass sich die pathologischen Läsionen des Kleinhirns meistens langsamer entwickeln. Uebrigens treten überhaupt die Bewegungsstörungen beim Menschen vorzugsweise dann ein, wenn der Wurm der Sitz des Leidens ist, wogegen Veränderungen in einer der Hemisphären vollkommen symptomlos verlaufen können [3]. Nur bei völligem Wegfall dieser Theile, wie er in den seltenen Fällen von Atrophie des ganzen Organs vorkommt, scheinen tiefgreifende Störungen einzutreten, die dann aber nicht bloss die Bewegungen sondern auch die Intelligenz treffen und wegen ihrer complicirten Beschaffenheit nur schwer

---

Seite, Verletzungen des vordern Theils Rotation nach der entgegengesetzten Seite hervorruft. Hiernach scheint es nicht unwahrscheinlich, dass die Widersprüche in den Angaben von den Kreuzungen der Leitungsbahnen herrühren.

1) Zugleich tritt eine Rollung oder Raddrehung um die Blicklinie ein, wie sie diesen Augenstellungen immer entspricht: es ist nämlich das rechte Auge nach rechts, das linke nach links um seine Blicklinie gerollt. GRATIOLET et LEVEN, Comptes rend. 1860, II, p. 917. LEVEN et OLLIVIER, Arch. génér. de méd. 1862, XX, p. 513.

2) LADAME, Hirngeschwülste, S. 93.

3) NOTHNAGEL a. a. O. S. 50.

eine Deutung zulassen [1]). Störungen der Sensibilität scheinen bei Affectionen, die auf das Kleinhirn beschränkt bleiben, niemals vorzukommen; sie sind sogar bei völliger Atrophie des Organs nicht beobachtet. Ein charakteristisches subjectives Symptom dagegen, welches sich an die Cerebellarerkrankungen des Menschen häufiger als an jede andere centrale Störung gebunden zeigt, ist der Schwindel, der namentlich bei vorhandenen Bewegungsstörungen selten fehlt. Mit Rücksicht hierauf ist es bemerkenswerth, dass beim gesunden Menschen die Leitung eines galvanischen Stroms durch das Hinterhaupt starke Schwindelanfälle hervorbringt [2]). Die Vermuthung liegt nahe, dass dieselben theilweise wenigstens durch den Einfluss auf das Cerebellum erzeugt werden. Ebenso ist eine vorwiegende Betheiligung des letzteren bei gewissen toxischen Einwirkungen, welche Schwindelanfälle herbeiführen, wahrscheinlich; so hat man nach starker Alkoholeinwirkung zuweilen Blutergüsse im Cerebellum gesehen [3]). Da bei diesen und andern ähnlichen Einwirkungen immer zugleich die Functionen gewisser Sinnesorgane beeinflusst werden, so muss die nähere Betrachtung der einzelnen Formen des Schwindels späteren Stellen vorbehalten bleiben, und wir können uns hier, wo es nur darauf ankommt die Bedeutung dieses Symptoms für die Cerebellarfunctionen zu würdigen, mit der Untersuchung der allgemeinen Bedingungen begnügen, unter denen dasselbe aufzutreten pflegt.

Eine der häufigsten Veranlassungen zur Entstehung des Schwindels besteht nun in der plötzlichen Unterbrechung solcher Bewegungen äusserer Gegenstände oder unseres eigenen Körpers, deren wir uns entweder gar nicht oder nicht vollständig genug bewusst geworden sind. Wenn wir aus dem rasch dahineilenden Eisenbahnzug auf die in der Umgebung der Bahn befindlichen Gegenstände blicken, so scheinen diese bekanntlich in entgegengesetzter Richtung davonzueilen; sucht man dann aber plötzlich einen Gegenstand im Innern des Wagens zu fixiren, so scheint dieser auf einen Augenblick in der nämlichen Richtung, in welcher der Zug geht, dem Auge zu entfliehen. Eine ähnliche secundäre Scheinbewegung kann beim plötzlichen Stillstand wirklicher Bewegungen äusserer Objecte entstehen. Betrachtet man z. B. eine um eine verticale Axe rotirende Walze, auf deren Umkreis Punkte oder verticale gerade Linien angebracht

---

1) Der bemerkenswertheste Fall dieser Art ist derjenige der ALEXANDRINE LABROSSE, bei der das Kleinhirn und der Pons vollständig fehlten. Willkürliche Bewegungen waren möglich, doch war grosse Muskelschwäche vorhanden, sie fiel häufig, und die Intelligenz war sehr mangelhaft. Vgl. LONGET, Anatomie et physiol. du système nerveux I, p. 764.

2) PURKINJE, RUST's Magazin der Heilkunde Bd. 23, 1827, S. 297. HITZIG, Das Gehirn, S. 196 f.

3) Von FLOURENS, LUSSANA und RENZI beobachtet. Siehe den letzteren in SCHMIDT's Jahrb. Bd. 124, S. 158.

sind, so meint man im Moment, wo die Walze festgehalten wird, eine Drehung derselben im entgegengesetzten Sinne wahrzunehmen[1]). Uebereinstimmende Erscheinungen können aber auch ohne Betheiligung des Gesichtssinnes auftreten. Dreht man sich z. B. mehrmals nach einander auf der Ferse, während die Augen geschlossen sind, so tritt im Moment, wo man stille hält, sehr lebhaft das Gefühl einer Drehung des Körpers in einem der vorangegangenen Drehung entgegengesetzten Sinne auf. Ein ähnlicher Effect lässt sich, wie MACH gezeigt hat, auch bei geöffneten Augen hervorbringen, wenn man sich in einem geschlossenen Kasten befindet, welcher in Drehung versetzt wird. Bleibt die Geschwindigkeit dieser Drehung constant, so tritt sehr bald die Vorstellung der Ruhe ein, und erst in dem Moment, wo der Kasten plötzlich angehalten wird, entsteht wieder eine allmälig abnehmende Scheinbewegung des Körpers sammt dem Kasten im entgegengesetzten Sinne[2]). In allen diesen Fällen stellt sich in dem Augenblick, wo die ursprünglich vorhandene Bewegung sistirt und durch eine ihr entgegengesetzte Scheinbewegung abgelöst wird, ein mehr oder weniger lebhaftes Schwindelgefühl ein. Zugleich sucht man unwillkürlich die eintretende Scheinbewegung durch eine Bewegung des Körpers in entgegengesetzter Richtung zu compensiren: beim Drehschwindel z. B. setzt man unwillkürlich die Drehung während einer kurzen Zeit noch im ursprünglichen Sinne fort. Durch diese Compensationsbewegung wird das Schwindelgefühl so weit ermässigt, dass der Körper sein Gleichgewicht zu erhalten vermag; unterdrückt man dagegen dieselbe, so geschieht es sehr häufig, dass man nach derjenigen Seite umsinkt, nach welcher die Scheinbewegung erfolgt.

Diese Compensationserscheinungen machen es zweifellos, dass gerade in der Empfindung des aufgehobenen Gleichgewichts unseres Körpers das Schwindelgefühl besteht. Es ist aber klar, dass Scheinbewegungen entweder der äussern Objecte oder unseres eigenen Körpers vorzugsweise leicht eine solche Empfindung herbeiführen werden, da die Vorstellung unseres Körpergleichgewichts auf der fortwährenden Uebereinstimmung der Vorstellungen, die wir von den Stellungen und Bewegungen unseres eigenen Körpers, und derjenigen, die wir von dem Lageverhältniss der äussern Objecte besitzen, beruht. Wir würden die Fähigkeit des Gleichgewichts verlieren, wenn entweder der ganze objective Raum, in dem wir uns befinden, oder unser eigener Körper durch eine unserm Willen entzogene Macht plötzlich in eine Umdrehung versetzt würde. Die Vorstellung eines solchen Geschehens muss nun für uns

1) PLATEAU, POGGENDORFF's Annalen Bd. 80, S. 289.

2) E. MACH, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875, S. 25

die nämlichen Folgen haben, wie das wirkliche Geschehen sie mit sich brächte. Ausser durch Scheinbewegungen kann übrigens noch durch verschiedene andere Bedingungen die Empfindung des Körpergleichgewichts gestört werden, und regelmässig findet sich dann, dass solche Bedingungen das Gefühl des Schwindels hervorrufen: so werden bekanntlich die meisten Menschen beim Herabsehen von einem hohen Thurm und manche sogar beim Hinaufsehen an einem solchen von Schwindel erfasst; den Ungeübten schwindelt es beim Gehen auf dem Eise. Auch die Unsicherheit des Sehens, wie sie bei Amblyopischen oder Schielenden oder auch bei normalsichtigen Menschen in Folge der Verdeckung des einen Auges eintritt, ist nicht selten von Schwindel begleitet. Noch ausgeprägter stellt sich der letztere bei den Gehbewegungen solcher Individuen ein, bei denen eine Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge die Tastempfindungen abstumpft oder aufhebt. Indem ein solcher Patient den Widerstand des Bodens nicht mehr in gewohnter Weise empfindet, verliert er die Empfindung seines Körpergleichgewichts: er wankt und sucht sich durch Balanciren mit den Armen vor dem Sturz zu bewahren[1]. Diese Erscheinungen beweisen zugleich, wie unerlässlich die Empfindung des Körpergleichgewichts für unsere willkürlichen Bewegungen ist. Obgleich uns bei den letzteren im allgemeinen nur der Zweck, welcher erreicht werden soll, deutlich bewusst wird, so zeigt es sich doch, dass jeder einzelne Act einer zusammengesetzten willkürlichen Handlung genau angepasst ist den Empfindungseindrücken, die wir von unserm eigenen Körper und von den äusseren Objecten empfangen. Sobald daher in irgend einer Weise diese auf das räumliche Verhältniss der Gegenstände bezogenen Empfindungen verändert werden, so werden auch die Bewegungen unsicher, und das Gleichgewicht des Körpers erscheint gestört.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend könnte man nun denkbarer Weise jene Erscheinungen, welche in Folge von Eingriffen in die Functionen des Kleinhirns entstehen, entweder auf eine partielle Aufhebung willkürlicher Bewegungen oder auf eine Störung von Empfindungen oder endlich auf eine gestörte Beziehung der Empfindungen zu den von ihnen abhängigen Bewegungen zurückführen. Die erste dieser Annahmen ist aber sofort dadurch ausgeschlossen, dass paralytische Erscheinungen niemals nach der Hinwegnahme des Kleinhirns oder einzelner Theile desselben vorkommen; zudem wird nie in Folge rein motorischer Lähmungen Schwindel beobachtet. Eher kann der letztere, wie wir oben sahen, nach einer partiellen Aufhebung der Empfindungen sich einstellen. In der That hat man in dem Kleinhirn ein Organ des Muskelsinnes vermuthet und

1) Leyden, Virchow's Archiv Bd. 47, S. 321.

demgemäss angenommen, die Erscheinungen, welche durch experimentelle oder pathologische Eingriffe in dessen Functionen entstünden, seien durch die theilweise Aufhebung jener Empfindungen veranlasst, durch welche wir ein Mass von der Kraft und dem Umfang unserer willkürlichen Bewegungen empfangen [1]). Aber diese Ansicht lässt sich schwer mit der Thatsache vereinigen, dass in den Fällen von Atrophie des Kleinhirns beim Menschen sowie nach der völligen Exstirpation desselben bei Thieren noch active Ortsbewegungen stattfinden können, die, wenn sie auch schwankend und unsicher sind, doch immerhin eine gewisse Empfindung in den Muskeln der Ortsbewegung voraussetzen lassen. Auch haben wir bei der Betrachtung der Leitungsbahnen schon gesehen, dass nach der Beseitigung gewisser Gebiete der Grosshirnrinde Bewegungsstörungen beobachtet wurden, die unzweideutiger als die Läsionen des Kleinhirns auf eine Aufhebung des Muskelsinns hinzuweisen scheinen. (Vgl. S. 147.) Ebenso wenig kann von einer Aufhebung anderer Empfindungen die Rede sein: das Tastorgan ist gegen Eindrücke empfindlich; die etwa vorkommenden Störungen im Gebiet des Gesichtssinns beschränken sich, sofern nur die Läsion auf das Cerebellum beschränkt bleibt, durchaus auf jene Unsicherheit der Wahrnehmung, wie sie stets Schwindelanfälle begleitet [2]). Finden wir sonach weder paretische noch anästhetische Symptome, so scheint nur übrig zu bleiben, dass wir die eigenthümlichen Empfindungs- und Bewegungsstörungen, die nach Läsionen des Kleinhirns zur Beobachtung kommen, auf eine gestörte Beziehung zwischen den Empfindungen und unsern Körperbewegungen zurückführen. In der That dürften aber gerade auf diese Bedingung ebensowohl die Beschaffenheit der hier vorliegenden Störungen wie das Verhältniss der ein- und austretenden Leitungsbahnen hinweisen. Offenbar wird durch die Functionshemmung des kleinen Gehirns zunächst die Auffassung jener sensibeln Eindrücke gestört, welche die Empfindungen von der Stellung der Glieder und von der Unterstützung des Körpers, so weit solche auf die Bewegungsinnervation von Einfluss sind, bedingen. Ist die Functionshemmung eine einseitige, so erfolgt die peripherische Störung im allgemeinen auf der gegenüberliegenden Körperseite: auf dieser sinkt nun das Thier im Moment der Verletzung zusammen, um dann, wie bei andern Formen des Schwindels, durch rasche unwillkürliche Drehung nach der andern Seite, auf welcher das Gefühl für die Stellung des Körpers erhalten blieb, die verlorene Unterstützung zu gewinnen. Doch ist die Richtung der Drehung, wie wir gesehen haben, nicht ganz constant. Dies würde sich erklären, wenn man

1) Lussana, Journal de la physiol. t. V, p. 418, t. VI, p. 169. Lussana e Lemoigne, Fisiologia dei centri nervosi. Padova 1871. Vol. II, p. 219.
2) Nothnagel a. a. O. S. 65.

voraussetzte, dass auf der ganzen Seitenbahn des kleinen Gehirns von den strickförmigen Körpern an bis zu den Brückenarmen die Kreuzung der Fasern allmälig geschieht, so dass dieselbe erst vollendet ist in den Brückenarmen, während bei Trennungen, die das kleine Gehirn treffen, bald die eine bald die andere Körperseite vorwiegend von der Störung betroffen wird, je nachdem eine Stelle getrennt wurde, an welcher der grössere Theil der Fasern noch ungekreuzt oder schon gekreuzt ist. In dieser Beziehung mögen auch wohl bei verschiedenartigen Thieren Unterschiede obwalten. So ist es augenfällig, dass bei Vögeln die Störungen nach halbseitigen Kleinhirnverletzungen meistens beide Körperseiten mehr oder weniger ergreifen [1]). Diese Erscheinung hängt vielleicht mit der Bewegungsweise der Thiere zusammen, indem die Unterglieder bei den Flugbewegungen nicht, wie bei den Ortsbewegungen der Säugethiere, abwechselnd sondern synchronisch wirksam sind. Die nämlichen Verhältnisse wie an den Organen der Ortsbewegung kommen am Auge zur Geltung. Die Kraft und den Umfang unserer Augenbewegungen ermessen wir aus den Muskel- und Innervationsempfindungen, welche an die Bewegung gebunden sind; eine Vorstellung von der jeweiligen Stellung des Auges gewinnen wir ausserdem wahrscheinlich vermittelst jener sensibeln Eindrücke, welche durch die Pressungen und Zerrungen der die Orbita ausfüllenden Theile bedingt sind [2]). So tritt denn nach Functionshemmungen des kleinen Gehirns am Auge wahrscheinlich das ähnliche ein wie an den Organen der Ortsbewegung: die Beziehung des Sehfeldes zur Stellung des Auges wird verändert, und es entstehen dadurch Scheinbewegungen der Gesichtsobjecte. Denn wie jede Bewegung des Auges, deren Auffassung aus irgend einer Ursache gar nicht oder nur mangelhaft stattfindet, auf eine Bewegung der äussern Objecte in entgegengesetzter Richtung bezogen wird, so müssen nothwendig solche Scheinbewegungen auch dann entstehen, wenn die gewohnheitsmässigen Associationen zwischen den Netzhauteindrücken und den Bewegungs- und Lageempfindungen des Auges plötzlich gestört werden [3]).

---

1) Lussana, Journ. de la physiol. V, p. 438.

2) Vgl. Abschnitt III, Cap. XIII.

3) Die durch Gall und andere Phrenologen aufgekommene Ansicht, dass das kleine Gehirn zu den Geschlechtsfunctionen in Beziehung stehe, ist gegenwärtig wohl allgemein aufgegeben. Vgl. Combe: On the fonctions of the cerebellum by Dr. Gall, Vimond and others. Edinburgh 1838. Die kritiklose Weise, in welcher hier und in andern phrenologischen Schriften Citate aus alten Schriftstellern, mangelhaft untersuchte Krankheitsfälle und der Selbsttäuschung dringend verdächtige Beobachtungen zu einem Beweismaterial angehäuft werden, das lediglich durch seine Masse imponiren soll, würde selbst dann die Berücksichtigung verbieten, wenn nicht allen diesen Arbeiten von Anfang bis zu Ende die Voreingenommenheit des Urtheils aufgeprägt wäre. Uebrigens ist bemerkenswerth, dass noch neuerdings Beobachter, denen eine ähnliche Befangenheit nicht zugeschrieben werden kann, wie Lussana (Journ. de la phys. t. V,

Dabei ist übrigens nicht zu übersehen, dass es sich hier nirgends um eine wirkliche Aufhebung der Empfindungen handelt. Da man selbst nach tiefgreifenden Läsionen des Cerebellum alle bewussten Empfindungen fortdauern sieht, so kann nur ein Hinwegfall solcher Empfindungseindrücke angenommen werden, welche direct und ohne vorherige Umsetzung in bewusste Empfindungen auf die Regulirung der Bewegungen einwirken. Ebensowenig werden die willkürlichen Bewegungen an sich aufgehoben, da selbst nach vollständiger Zerstörung des Cerebellum der Wille noch über jeden einzelnen Muskel seine Herrschaft ausüben kann. Nur hierdurch wird es auch erklärlich, dass die Störungen nach Kleinhirnverletzungen allmälig sich ausgleichen können. Diese Ausgleichung geschieht, indem mittelst der fortdauernden bewussten Empfindungen allmälig die willkürlichen Bewegungen neu regulirt werden. Aber eine gewisse schwerfällige Unsicherheit bleibt immer zurück. Man sieht es den Bewegungen an, dass sie erst aus einer Art Ueberlegung hervorgehen müssen. Jene unmittelbare Sicherheit der Bewegungen, wie sie das unverletzte Thier besitzt, ist verloren. Auch hier kommt demnach das Princip der mehrfachen Vertretung der Körpertheile im Gehirn zur Geltung. Das kleine Gehirn ist der unmittelbaren Regulation der Willkürbewegungen durch die Empfindungseindrücke bestimmt. Es ist dasjenige Centralorgan, welches die von der Grosshirnrinde aus angeregten Bewegungen des thierischen Körpers in Einklang bringt mit der Lage desselben im Raume. Was uns die Anatomie über den Verlauf der ein- und austretenden Leitungswege gelehrt hat, scheint in zureichender Uebereinstimmung mit dieser Auffassung zu stehen. In den untern Kleinhirnstielen nimmt dieses Organ eine Vertretung der allgemeinen sensorischen Bahn auf, welche von Seiten des Sehnerven und der vordersten

---

p. 440) und R. Wagner (Göttinger Nachrichten 1860, S. 32), auf pathologische Erfahrungen gestützt eine Beziehung des Kleinhirns zu den Geschlechtsfunctionen für möglich halten. Doch kommt hierbei in Betracht, dass in pathologischen Fällen häufig benachbarte Theile mitgestört sind. Serres (Anat. compar. du cerveau, t. II, p. 601, 717) hat die Ansicht von Gall dahin modificirt, dass bloss dem mittleren Theil des Kleinhirns jene Bedeutung zukomme; aber schon Longet bemerkt, dass gerade Affectionen des Wurms am leichtesten auf das verlängerte Mark zurückwirken; zugleich hebt derselbe hervor, dass man durch Reizung des Marks bis in den Halstheil, niemals aber durch Reizung des kleinen Gehirns Priapismus hervorrufen könne (Anatomie und Physiol. des Nervensystems I, S. 615). Gegenuber vereinzelten Beobachtungen ist es endlich entscheidend, dass die Statistik der Kleinhirntumoren die Ansicht der Phrenologen nicht im geringsten bestätigt (Ladame, S. 99). Vom vergleichend-anatomischen Standpunkte haben Leuret (Anatomie comparée du système nerveux I, p. 219) sowie R. Owen (Anatomy of vertebrates I, p. 287) hervorgehoben, dass im Thierreich die Energie der Geschlechtsfunctionen und die Entwicklung des Cerebellum durchaus nicht gleichen Schritt halten. Dagegen bemerkt der letztere, dass ein stark entwickeltes Cerebellum durchweg auf eine stark entwickelte Körpermuskulatur zurückschliessen lasse.

sensibeln Hirnnerven wahrscheinlich ergänzt wird durch Fasern, die im vordern Marksegel und in den Bindearmen verlaufen. Seine obere Verbindung aber geschieht hauptsächlich durch die Brückenarme, deren Fasern theils zu den vordern motorischen Hirnganglien (Streifenhügel und Linsenkern) theils wahrscheinlich direct zu den motorischen Gebieten der Grosshirnrinde verlaufen.

Ob hiermit alle Functionen des Kleinhirns erschöpft sind, ist freilich zweifelhaft. Insbesondere die massenhafte Entwicklung der Seitentheile dieses Organs beim Menschen legt im Zusammenhang mit der Beobachtung, dass Bewegungsstörungen hauptsächlich an Verletzungen des Wurmes gebunden scheinen, den Gedanken an anderweitige Functionen nahe. Zunächst könnte hier an die namentlich beim Menschen so bedeutungsvolle Beziehung der Gehörseindrücke zu den Bewegungen gedacht werden. Wenn, wie man vermuthet, für den Hörnerven eine Zweigleitung über das Kleinhirn existirt, deren unterer Theil in den dem Strickkörper sich anschliessenden Centralfasern des Acusticus liegt, während der obere in den oberen Kleinhirnstielen zu jenem vordern Theil der Grosshirnrinde verläuft, von welchem die motorische Innervation ausgeht, so dürfte in dieser Anordnung ein Ausdruck für die eigenthümliche Beziehung der Gehörsempfindungen zu den Bewegungen unseres eigenen Körpers gefunden werden. Wenn das Kleinhirn überhaupt jene sensorische Zweigbahn ablenkt, welche Empfindungseindrücken entspricht, die von directem Einfluss auf unsere willkürlichen Bewegungen sind, so wird es begreiflich, dass derjenige Sinnesnerv, welcher objectiven Sinneseindrücken eine eminente Beziehung zur Bewegung gibt, in der nämlichen Bahn vertreten ist. Diese Beziehung gibt sich bekanntlich vor allem darin kund, dass rhythmischen Gehörseindrücken unwillkürlich unsere Bewegungen in entsprechendem Rhythmus sich anpassen.

Eine noch grössere Bedeutung könnte die Function des kleinen Gehirns möglicherweise durch den Zusammenhang erhalten, in welchem die geistigen Functionen, insbesondere die Thätigkeit des logischen Denkens, zur willkürlichen Innervation stehen. Indem, wie wir später sehen werden, jeder Act der Apperception eine innere Thätigkeit darstellt, welche mit dem physiologischen Vorgang der spontanen motorischen Innervation innig verbunden ist, würde es durchaus dem bisher ermittelten Functionsgebiet des Cerebellum entsprechen, wenn sich ergeben sollte, dass dasselbe zu den intellectuellen Functionen in einer gewissen Beziehung stehe. In der That scheinen die Intelligenzstörungen, die beim Menschen nach tieferen Läsionen namentlich der Seitentheile des Kleinhirns beobachtet wurden, hierauf hinzuweisen. Es würde aber dann wohl nach der Analogie mit dem Einfluss auf die Regulation der willkürlichen

Bewegungen etwa zu erwarten sein, dass das Organ bei dem unmittelbaren Einfluss disponibler Vorstellungen auf den Verlauf der Apperceptionsacte von Bedeutung sei, während dagegen die directe Apperception der Sinneseindrücke und der reproducirten Vorstellungen nicht an dasselbe gebunden wären. Hiermit würde die Thatsache gut vereinbar sein, dass man bei Atrophieen des Kleinhirns nicht sowohl eine Aufhebung der Intelligenz als vielmehr eine Verlangsamung und Erschwerung der intellectuellen Functionen beobachtete. Selbstverständlich würde dasselbe übrigens, wenn diese Andeutungen sich bestätigen sollten, durchaus nur in demselben Sinne wie das Grosshirn ein »Organ der Intelligenz« genannt werden können, in einem ähnlichen Sinne nämlich, in welchem wir etwa das Auge ein Organ nennen für die Bildung von Gesichtsvorstellungen[1]).

6. Functionen der Grosshirnhemisphären.

Der physiologische Versuch sowohl wie die pathologische Beobachtung zeigen, dass örtlich beschränkte Zerstörungen der Hirnlappen ohne wahrnehmbare Veränderung der Functionen geschehen können. Nur dann, wenn die Abtragung in weitem Umfange erfolgt, erscheinen die Thiere schwerfälliger, stumpfsinniger; aber auch diese Veränderung schwindet bei den niederen Wirbelthieren meistens bald wieder. Eine Taube, der man den einen Grosshirnlappen völlig oder von beiden beträchtliche Theile entfernt hat, ist nach Tagen oder Wochen häufig nicht mehr von einem normalen Thier zu unterscheiden. Je entwickelter das Grosshirn ist, um so mehr schwindet allerdings diese scheinbare Indifferenz gegen seine Misshandlungen. Bei Kaninchen und noch mehr bei Hunden ist der Stumpfsinn, die allgemeine Trägheit der Bewegungen schon viel deutlicher als bei Vögeln, und beim Menschen hat man zwar örtlich beschränkte Texturveränderungen, namentlich wenn sie allmälig entstanden, ebenfalls symptomlos verlaufen sehen, aber irgend ausgebreitetere Verletzungen sind hier meistens von Störungen der willkürlichen Bewegung, seltener von solchen der Sinne oder der psychischen Functionen begleitet[2]). Was die letzteren betrifft, so scheinen dieselben bleibend nur in solchen Fällen alterirt zu sein, wo die Rinde beider Grosshirnlappen in umfangreicherem Masse verändert ist. Totale Zerstörung eines Grosshirnlappens hat man

1) Vgl. hierzu die unten (Cap. V, No. 6) folgenden Erörterungen über die Beziehung der Grosshirnhemisphären zu den Geistesthätigkeiten.

2) Vgl. die Fälle bei LONGET (Anat. und Physiol. des Nervensystems I, S. 542 f.) und LADAME (Hirngeschwülste, S. 186 f.); ausserdem siehe WUNDERLICH, Pathologie und Therapie, 2. Aufl., III, 1. S. 550 f. HASSE, Krankheiten des Nervensystems, S. 572. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 425 f.

dagegen sogar beim Menschen mehrfach ohne nachweisbare Beeinträchtigung der Intelligenz beobachtet[1].

Die vollständige Abtragung der beiden Hirnlappen wird nur von solchen Thieren ertragen, deren Grosshirn unvollkommener entwickelt ist. Vögel oder Kaninchen, bei denen diese Operation ausgeführt wurde, bleiben in aufrechter Haltung stehen oder sitzen. In Folge sensibler Reize können sie zu Fluchtbewegungen angetrieben werden, aber spontan verlassen sie ihren Platz nicht; ebenso nehmen sie keine Nahrung mehr zu sich. Bei künstlicher Fütterung können sie Monate lang am Leben erhalten werden, ohne dass sich in diesem Zustande etwas änderte[2]. Höhere Säugethiere gehen, wenn sie der Gesammtmasse des Hemisphärenmantels beraubt werden, sofort zu Grunde. Ausgiebigeren Substanzverlusten auf beiden Seiten folgt bei Hunden zunächst eine tiefe Depression aller animalen Functionen, von der sie sich, wenn sie am Leben bleiben, langsam erholen, um als bleibende Nachwirkungen eine allgemeine Abnahme der Sinnesfunctionen, Ungeschick in der Ausführung der willkürlichen Bewegungen und namentlich eine bedeutende Herabsetzung aller intellectuellen Symptome davonzutragen[3]. Hiermit im Einklang stehen die Beobachtungen am Menschen, nach welchen mangelhafte Entwicklung oder umfangreiche Zerstörungen der beiden Hirnlappen stets mit idiotischen Zuständen verbunden sind.

Das hieraus hervorgehende allgemeine Resultat, dass die physiologischen Eigenschaften der Grosshirnhemisphären zu den geistigen Functionen in nächster Beziehung stehen, wird auch durch die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Untersuchung bestätigt, indem dieselbe zeigt, dass die Masse der Grosshirnlappen und namentlich ihre Oberflächenentfaltung durch Furchen und Windungen mit der steigenden Intelligenz der Thiere zunimmt. Dieser Satz wird freilich durch die Bedingung eingeschränkt, dass beide Momente, Masse und Faltung der Oberfläche, in erster Linie von der Körpergrösse abhängig sind. Bei den grössten Thieren sind die Hemisphären absolut, bei den kleinsten relativ, d. h. im Verhältniss zum Körpergewicht, grösser, und die Faltungen nehmen mit der Gehirngrösse zu: alle sehr grossen Thiere haben daher gefurchte Hirnlappen[4]. Ausserdem ist die Organisation von wesentlichem Einflusse. Unter den auf dem Lande lebenden Säugethieren besitzen die Insectivoren das windungsärmste, die Herbivoren das windungsreichste Gehirn, in der Mitte stehen die Carnivoren; die meerbewohnenden Säugethiere gehen, obgleich sie

1) Longet, Anatomie u. Physiol. des Nervens. I. S. 539.

2) Flourens, Untersuchungen über die Eigenschaften und Verrichtungen des Nervensystems, S. 28, 80.

3) Goltz, Pflüger's Archiv Bd. 13, S. 1, Bd. 14, S. 412 und Bd. 20, S. 1.

4) Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du système nerveux, II, p. 290.

Fleischfresser sind, den Herbivoren voran. So kommt es, dass der oben aufgestellte Satz überhaupt nur in doppelter Beziehung Gültigkeit beanspruchen kann: erstens bei der weitesten Vergleichung der Gehirnentwicklung im Wirbelthierreich und zweitens bei der engsten Vergleichung von Thieren verwandter Organisation und ähnlicher Körpergrösse. Im letzteren Fall ist eigentlich allein das Resultat ein schlagendes. Vergleicht man z. B. die Gehirne verschiedener Hunderassen oder der menschenähnlichen Affen und des Menschen, so kann kein Zweifel sein, dass die intelligenteren Rassen oder Arten grössere und windungsreichere Hemisphären besitzen. Weitaus am bedeutendsten ist dieser Unterschied zwischen dem Menschen und den übrigen Primaten [1]).

Wenn nun die Masse und Oberflächenfaltung des Gehirns zu einem um so sichereren Mass der geistigen Anlagen werden, je näher sich die der Vergleichung unterworfenen Formen stehen, so wird man erwarten dürfen, dass dies im höchsten Grade der Fall sein werde bei Individuen der nämlichen Species. In der That ist es für den Menschen durch die Beobachtung zweifellos erwiesen, dass Individuen von hervorragender Begabung grosse und windungsreiche Hemisphären besitzen [2]). Das physiologische Verständniss der Hirnfunctionen wird freilich auch durch dieses Ergebniss nicht viel gefördert. So liegt denn die Frage nahe, ob nicht

---

1) Huschke fand das durchschnittliche Gewicht des männlichen Gehirns germanischer Rasse im Alter zwischen 30 und 40 Jahren = 1424, des weiblichen Gehirns = 1273 Grm. (Schädel, Hirn und Seele, S. 60). Bei den tiefer stehenden Menschenrassen scheint das Hirn an Gewicht kleiner und namentlich an Windungen ärmer zu sein; doch fehlt es darüber an zureichenden Bestimmungen (ebend. S. 73). Sicherer sind in dieser Beziehung die Messungen der Schädelcapacität, welche auf das Hirnvolum zurückschliessen lassen. (Huschke, S. 48 f. Broca, Mémoires d'anthropologie. Paris 1871, p. 191.) Ueber das Verhältniss der einzelnen Hirntheile zu einander beim Menschen und bei verschiedenen Thieren vgl. Huschke a. a. O. S. 93 f. H. Wagner (Massbestimmungen der Oberfläche des grossen Gehirns. Cassel und Göttingen 1864, S. 35, 39) fand die Gesammtoberfläche des Gehirns beim Menschen 2196—1877, beim Orang 533,5 □ Cm. Das Gewicht des letzteren Gehirns betrug 79,7 Grm.

2) Der obige Satz wurde von Gall aufgestellt (Gall et Spurzheim, Anatomie et physiol. du système nerveux II, p. 251) und dann von Tiedemann bestätigt (Das Hirn des Negers mit dem des Europäers und Orang-Utangs verglichen. Heidelberg 1837, S. 9). R. Wagner, dem man die wissenschaftliche Verwerthung mehrerer Gehirne hervorragender Männer (Gauss, Dirichlet, C. Fr. Hermann u. a.) verdankt, widersprach demselben (Göttinger gel. Anz. 1860, S. 65. Vorstudien zu einer wissenschaftl. Morphologie und Physiologie des Gehirns. Göttingen 1860, S. 33.) C. Vogt (Vorlesungen über den Menschen, I, S. 98) hat aber mit Recht darauf hingewiesen, dass Wagner's eigene Zahlen für jenen Satz eintreten, wenn man aus denselben diejenigen Beispiele herausgreift, welche wirklich Individuen von unzweifelhaft hervorragender Begabung betreffen. Zum selben Resultat ist auch Broca gekommen (Mémoires d'anthropologie, p. 155). Uebrigens bedarf es kaum der Bemerkung, dass auch hier die sonstigen Factoren, wie Rasse, Körpergrösse, Alter, Geschlecht, in Rücksicht gezogen werden müssen. Ein normales Hottentottengehirn würde, hat schon Gratiolet bemerkt, im Schädel eines Europäers Idiotismus bedeuten. Ausserdem ist die Oberflächenfaltung, namentlich die der Stirnlappen, offenbar von wesentlicherer Bedeutung als das Volum oder Gewicht des Gehirns. (H. Wagner a. a. O. S. 36.)

eine Beziehung der Massen- und Oberflächenentwicklung der einzelnen Theile der Hirnlappen zu bestimmten Richtungen des geistigen Lebens sich nachweisen lasse. Die Phrenologie, welche aus dem Bestreben einen solchen Nachweis zu führen hervorging, ist ebensowohl an der Kritiklosigkeit ihrer Methode wie an der Mangelhaftigkeit ihrer physiologischen und psychologischen Vorbegriffe gescheitert. Indem man die geistigen Functionen als Verrichtungen einer Anzahl innerer Sinne ansah, wurde jedem der letzteren nach Analogie der äusseren Sinne sein besonderes Organ angewiesen. Um die Untersuchung dieser Organe am lebenden Menschen möglich zu machen, verlegte man dieselben an die Oberfläche des Gehirns und setzte überdies einen Parallelismus der Schädel- und Hirnform voraus, welcher nachweislich nicht existirt. Dieser psychologischen Begriffszersplitterung der Phrenologie gegenüber wies zuerst FLOURENS auf die Einheit und Untheilbarkeit der geistigen Functionen hin, um daran die Folgerung zu knüpfen, dass auch das Organ derselben ein untheilbares sein werde. Dieser Vorstellung, nach welcher die Masse der Grosshirnbemisphären physiologisch ebenso gleichwerthig ist wie eine secernirende Drüse, z. B. die Niere, scheinen in der That die physiologischen Beobachtungen, die wir oben kennen lernten, in gewissem Grad zu entsprechen, da dieselben im allgemeinen lehren, dass die theilweise Wegnahme der Hirnlappen nur die geistigen Functionen im Ganzen schwächt, nicht etwa, wie nach der Annahme einer Localisation der Functionen erwartet werden müsste, einzelne Verrichtungen beseitigt und andere unversehrt lässt.

Nichts desto weniger beruht offenbar auch diese Vorstellung auf einer unklaren Auffassung der physiologischen Beziehungen des Gehirns zum gesammten Organismus. Sie konnte in der Physiologie nur so lange die Herrschaft behaupten, als man von den Structurverhältnissen des Gehirns lediglich keine Notiz nahm, und musste weichen, sobald die Anatomie zur Einsicht geführt hatte, dass alle Körpertheile im Gehirn und zwar schliesslich in der Grosshirnrinde vertreten sind. Es ist daher bezeichnend, dass lange bevor die physiologischen Versuche zur Annahme einer Localisation gewisser Vorgänge führten, die Gehirnanatomen immer wieder zu derartigen Vorstellungen zurückkehrten. Freilich verfiel man dabei meistens in den Fehler, dass man entweder den inneren Sinnen der Phrenologen oder den Seelenvermögen der gangbaren Psychologie ihre abgegrenzten Organe im Gehirn anzuweisen suchte. Dem liegt aber eine Annahme zu Grunde, auf deren Widerlegung die ganze neuere Nervenphysiologie gerichtet ist, obgleich sie sich selbst dieser Tendenz nicht immer deutlich bewusst geworden ist: die Annahme einer specifischen Function der nervösen Elementartheile. Die ältere Nervenphysiologie hatte eine solche in beschränkterer Bedeutung zugelassen,

indem sie den Satz von der specifischen Energie der Nerven aufstellte, welcher besagte, dass jeder Nerv entweder motorisch oder sensibel sei und im letztern Fall in einer der fünf Sinnesqualitäten (Gesicht, Gehör, Geruch, Geschmack, Gefühl) auf Reize reagire. Hier war mit der specifischen Energie immer noch ein klarer und einfacher Begriff verbunden. Sollten aber Farbensinn, Formensinn oder Verstand, Phantasie, Gedächtniss u. s. w. an verschiedene Elementartheile gebunden sein, so wurden nicht nur viel mannigfaltigere Functionen, sondern überdies solche vorausgesetzt, mit denen ein einfacher Begriff sich schlechterdings nicht mehr verbinden liess. Wir können uns vorstellen, dass eine bestimmte Nervenfaser oder eine bestimmte Ganglienzelle nur in der Form der Lichtempfindung oder des motorischen Impulses functionire, nicht aber, wie etwa gewisse centrale Elemente der Phantasie, andere dem Verstande dienen sollen. Augenscheinlich liegt hier der Widerspruch darin, dass man sich complexe Functionen an einfache Gebilde gebunden denkt. Wir müssen aber nothwendig annehmen, dass elementare Gebilde auch nur elementarer Leistungen fähig sind. Solche elementare Leistungen sind nun im Gebiet der centralen Functionen Empfindungen, Bewegungsanstösse, nicht Phantasie, Gedächtniss u. s. f.

Sogar in diesem beschränkteren Sinne ist jedoch die Annahme einer specifischen Energie zweifelhaft geworden. Dieselbe würde nothwendig zu der Vorstellung einer unabänderlichen Constanz der Function führen: die motorische Nervenfaser oder Ganglienzelle dürfte unter keinerlei Umständen zur Leitung oder Uebertragung von Empfindungen sich hergeben, ja eine bestimmte sensible Faser würde immer nur eine bestimmte Art der Sinneserregung zu leiten vermögen. Bei den Nervenfasern widerspricht dieser Annahme das nicht zu bezweifelnde doppelsinnige Leitungsvermögen [1]). Wenn die motorischen und die

---

1) Abgesehen von der doppelseitigen Fortpflanzung der negativen Schwankung des Nervenstroms, in der man allerdings nicht mehr als einen Wahrscheinlichkeitsgrund für das doppelsinnige Leitungsvermögen wird erblicken können, sind es hauptsächlich zwei experimentelle Thatsachen, aus denen das letztere gefolgert werden muss: erstens die von Kühne beobachtete Erscheinung, dass Reizung eines motorischen Nervenzweiges Zuckungen solcher Muskelpartieen auslösen kann, die von Fasern versorgt werden, welche höher oben aus dem nämlichen Nerven entspringen (Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 595), und zweitens die von Paul Bert gemachte Beobachtung, dass der Schwanz einer Ratte, nachdem zuerst seine Spitze mit dem Rücken des Thieres verheilt und dann seine Basis durchschnitten worden ist, gleichwohl in seiner ganzen Länge empfindlich bleibt (Compt. rend. t. 84, 1877, p. 178). Die erste dieser Beobachtungen beweist, dass die motorische Nervenfaser in centripetaler, die zweite, dass die sensible in centrifugaler Richtung zu leiten vermag. Eine noch directere Bestätigung der functionellen Indifferenz peripherischer Nerven suchten Philipeaux und Vulpian zu gewinnen, indem sie die Durchschnittsenden eines motorischen und sensibeln Nerven (Hypoglossus und Lingualis) mit einander verheilten und nun durch Reizung des ursprünglich sensibeln Nerventheils Muskelcontractionen auslösten. Neuere Untersuchun-

sensibeln Nerven beide sowohl centrifugal wie centripetal leiten können, und wenn überdies die physikalischen Vorgänge, welche in beiden den Vorgang der Erregungsleitung begleiten, übereinstimmen, so würde offenbar die Annahme eines specifischen Unterschieds der Functionen durch nichts gerechtfertigt sein; die Verschiedenheit des Reizerfolgs wird ja hinreichend durch die verschiedene centrale und peripherische Endigungsweise der Nervenfasern erklärlich. Natürlich ist aber damit nicht ausgeschlossen, dass nicht eine gewisse Anpassung der Nervenfasern an jene Formen der Erregung, denen sie durch ihre normalen Verbindungen unterworfen sind, stattfinde; in der That scheinen manche Beobachtungen auf eine derartige Anpassung hinzuweisen [1]).

Zwingender noch sind die Gründe, welche bei den Ganglienzellen die Annahme einer absoluten Constanz der Function unmöglich machen. Schon im vorigen Capitel haben wir gesehen, dass die Störungen, die nach Beseitigung bestimmter Gebiete der Hirnrinde sich einstellen, meistens nach kürzerer oder längerer Zeit wieder gehoben werden, und diese Erscheinung konnte auf keine andere Weise als durch die Voraussetzung erklärt werden, dass andere Elemente stellvertretend die Function der hinweggefallenen übernehmen. Darin liegt aber eingeschlossen, dass die stellvertretenden Elemente auf neue Functionen eingeübt werden. In wie grossem Umfange die Möglichkeit derartiger Stellvertretungen postulirt werden muss, dies zeigen nun namentlich die vorhin besprochenen Erscheinungen, welche der partiellen Exstirpation der Grosshirnlappen folgen. Wenn ein Hund, der einen grossen Theil seiner Sinnescentren und motorischen Innervationsherde eingebüsst hat, gleichwohl nach vollendeter Ausgleichung der anfänglichen Störungen die willkürliche Bewegung wieder erlangt und keine einzige Sinnesfunction völlig eingebüsst hat, so muss offenbar eine Stellvertretung in so weitem Mass angenommen werden, dass keine specifische Function mehr übrig bleibt: ein Element, das unter normalen Leitungsverhältnissen eine Gesichtsempfindung vermittelt, wird

---

gen von VULPIAN haben jedoch die Beweiskraft dieses Versuchs in Frage gestellt, indem sie es wahrscheinlich machten, dass die Erscheinung von beigemengten motorischen Fasern (der Chorda tympani) herrührt. (Compt. rend. t. 76, 1873, p. 146.)

1) Hierher gehört zunächst die mehrfach constatirte Thatsache, dass die Durchschnittsenden gleichartiger Nerven leichter als diejenigen ungleichartiger (sensibler und motorischer) mit einander verwachsen. Ebenso würde, wenn die neuere Vermuthung von VULPIAN sich bestätigen sollte, dass nach der Verwachsung eines sensibeln mit einem motorischen Nervenende die Reizung des ersteren niemals Zuckungen auslöst, dies hierher zu beziehen sein. Andere Thatsachen scheinen auf vorübergehende Anpassungen hinzuweisen. So fanden PHILIPEAUX und VULPIAN, dass nach der Durchschneidung des Hypoglossus der Lingualis allmälig motorische Wirkungen auf die Zunge gewinnt, die von den in ihm enthaltenen Fasern der Chorda herrühren, aber nur so lange andauern, als sich der Hypoglossus nicht regenerirt hat. (Compt. rend. t. 56, 1863, p. 1009, t. 76, 1873, p. 146.)

durch veränderte Bedingungen Träger einer Tastempfindung, einer Muskelempfindung oder motorischen Innervation, ja es wird kaum die Annahme sich abweisen lassen, dass, sofern nur durch das centrale Fasernetz verschiedenartige Vorgänge einem und demselben Element zugeleitet werden können, dieses selbst im Stande sei eine Mehrheit verschiedener Functionen in sich zu vereinigen. Es ist klar, dass eine so weitgehende functionelle Accommodation der ganglиösen Elemente eine specifische Energie der centralen Nervenfasern völlig unhaltbar erscheinen lässt, sofern man unter derselben mehr verstehen sollte als eine Anpassung an die Leitung derjenigen Erregungsvorgänge, welche durch die bestehenden Verbindungen der Elementartheile zunächst begünstigt sind[1]).

Man hat nun freilich eingewandt, durch eine Stellvertretung in solchem Umfange, wie sie die Resultate der Exstirpationsversuche annehmen lassen, werde die ganze Grundlage dieser Hypothese, die Localisation der Gehirnfunctionen, selbst in Frage gestellt, und es erscheine dem gegenüber weit einfacher, wieder zu der Anschauung von FLOURENS zurückzukehren, wonach die Grosshirnhemisphären in allen ihren Theilen gleichmässig zu den von ihnen ausgehenden Functionen befähigt seien[2]). Will man aber diese Anschauung in einer Form aufrecht erhalten, in der sie nicht sofort mit unserer Kenntniss der Structurverhältnisse des Gehirns und mit den zahlreichen den unsicheren Deutungen des physiologischen Experiments minder ausgesetzten pathologischen Erfahrungen über die Localisation gewisser Functionen in Widerspruch tritt, so wird man natürlich nicht etwa vermuthen können, dass z. B. bei dem gleichzeitigen Vollzug einer Klang-, einer Lichtempfindung und einer Muskelbewegung das Gehirn in seiner ganzen Masse von den drei Formen der Klangerregung, Lichterregung und motorischen Erregung ergriffen werde, sondern man wird sicherlich annehmen, dass jeder dieser Vorgänge in besonderen Elementen stattfinde. Auch in einem secernirenden Organ wie der Niere wird ja nicht jeder Tropfen secernirter Flüssigkeit von allen Theilen gleichzeitig geliefert. Ueberdies ist aber diese Analogie schon desshalb eine verfehlte, weil in dem Gehirn sehr verschiedenartige functionelle Vorgänge vorauszusetzen sind. Gibt man nun zu, dass in dem oben bezeichneten Sinne eine räumliche Trennung der Functionen nothwendig stattfinden müsse, so kann die

1) Diese der Physiologie der Centralorgane entnommenen Gründe für die Indifferenz der Function sind von den meisten Kritikern, welche sich in neuerer Zeit gegen dieselbe aussprechen, nicht berücksichtigt worden. Aus rein entwicklungstheoretischen Gründen würde die allmälige Ausbildung specifischer Unterschiede, wie EDMUND MONTGOMERY (Mind, Jan. 1880) mit Recht bemerkt, ebenso gut möglich sein wie die bleibende Indifferenz. Auch ist die letztere, wie oben schon ausgeführt wurde, keineswegs eine absolute, sondern sie ist stets mit der Anpassung an bestimmte Erregungsvorgänge vereint zu denken.

2) GOLTZ, PFLÜGER's Archiv Bd. 20, S. 35.

Bestreitung ihrer Localisation eben nur den Sinn haben, dass man die absolute Constanz der Functionen leugnet. Dies ist es aber gerade was auch von Seiten der Stellvertretungshypothese geschieht. Der Unterschied beider Anschauungen besteht also nur darin, dass die Bekämpfer der Localisation geneigt sind ein minder strenges Gebundensein bestimmter Functionen an bestimmte Theile der Grosshirnrinde vorauszusetzen, und hierin liegt eben, dass sie eine Stellvertretung in weit grösserem Umfange für möglich halten, als dies gewöhnlich geschieht. In letzterer Beziehung muss nun in der That zugegeben werden, dass die Hypothesen, wonach die Stellvertretung entweder auf symmetrisch gelegene Elemente der andern Hirnhälfte[1]) oder auf unmittelbar benachbarte Elemente[2]) sich beschränken soll, den Erfordernissen der Beobachtung nicht genügen. Ist auch bei der Ausgleichung gewisser Störungen, z. B. der totalen Aphasie, eine Stellvertretung durch die gegenüberliegende Hirnhälfte zu vermuthen, und mag es in andern Fällen, z. B. bei der Ausgleichung motorischer Störungen, die durch umschriebene Rindendefecte veranlasst sind, wahrscheinlicher sein, dass zunächst die Erregungen auf benachbarte Rindentheile sich ausbreiten, die nunmehr allmälig den neuen Einflüssen sich anpassen, so lassen doch die relativ unbedeutenden Erfolge grösserer Substanzverluste bei Thieren kaum bezweifeln, dass unter Umständen, namentlich bei einer relativ unvollkommenen Ausbildung der Centralorgane, jenes Princip der stellvertretenden Function schliesslich nur an den Grenzen des die Zellen der Grosshirnrinde nach allen Seiten verbindenden Fasernetzes seine eigene Grenze findet. Gerade die Indifferenz der Function, die wir für die nervösen Elemente voraussetzen müssen, dürfte es begreiflich machen, dass diejenigen Ausfallserscheinungen, die nach einer vor längerer Zeit eingetretenen Hinwegnahme ansehnlicher Theile der Hirnlappen bei Thieren zurückbleiben, nicht sowohl in einem Mangel bestimmter Sinnesempfindungen oder Bewegungen als vielmehr in einer allgemeinen Depression der geistigen Functionen bestehen. Wenn wir bedenken, dass in dem gebliebenen Gehirnrest Erregungen, die zuvor getrennt waren, vielfach an die nämlichen centralen Elemente gebunden sein werden, so wird es einigermassen begreiflich, dass sich die Wahrnehmungen unvollkommen vollziehen, dass die Thiere zu feineren Bewegungen ungeschickt werden, und dass intellectuelle Ueberlegungen, zu denen stets zahlreiche reproducirte Vorstellungen disponibel sein müssen, fast ganz hinwegfallen; und wir werden nicht nöthig haben zur Erklärung derartiger Erscheinungen zu der abenteuerlichen Vorstellung zu greifen,

---

1) SOLTMANN, Jahrb. f. Kinderheilkunde. N. F. IX, S. 106.
2) CARVILLE und DURET, Arch. de physiol. 1875, p. 352.

dass in jeder Ganglienzelle der Grosshirnrinde ein Partikelchen »Intelligenz« seinen Sitz habe, welche demnach proportional dem Verlust an grauer Substanz sich vermindern müsse. Uebrigens scheint die Vergleichung der Gehirnversuche bei verschiedenen Thieren und der pathologischen Beobachtungen am Menschen zu lehren, dass der Umfang, in welchem Stellvertretungen stattfinden können, in hohem Grade von der speciellen Organisation des Gehirns abhängig ist. Während man bei Fröschen und Vögeln sofort nach der Wegnahme beträchtlicher Hirnmassen zwar eine Trägheit aller Functionen, aber nirgends eine bestimmte Lähmung der Empfindung oder Bewegung wahrnimmt, schwinden beim Hunde erst nach längerer Zeit die anfänglich bestehenden speciellen Ausfallssymptome. Beim Menschen aber scheinen die letzteren, falls die Verletzung einen erheblicheren Umfang erreicht, überhaupt niemals zu schwinden, oder höchstens dann, wenn die Verletzung in der frühesten Lebenszeit erfolgt ist [1]). Beim Erwachsenen ist aber, wie es scheint, kein Fall zur Beobachtung gekommen, in welchem nach einer umfangreichen Zerstörung der motorischen Zone eine vollständige Beseitigung der Paralyse erfolgt wäre. Es ist also wohl nicht daran zu zweifeln, dass mit der steigenden Entwicklung des Hirnbaues die functionelle Sonderung der Theile zunimmt, und dass damit zugleich die Möglichkeit einer Stellvertretung in engere Grenzen eingeschränkt wird. Auch während der individuellen Entwicklung scheinen sich diese Verhältnisse geltend zu machen. Abgesehen von den oben berührten pathologischen Erfahrungen, nach denen beim Menschen Verletzungen, die in den ersten Lebensjahren geschehen. leichter sich ausgleichen, dürfte in diesem Sinne auch die Beobachtung von Soltmann zu deuten sein, dass die Exstirpation der motorischen Rindencentren bei neugeborenen Hunden keine merklichen Bewegungsstörungen nach sich zieht [2]).

Ebenso unhaltbar wie die Annahme einer gleichförmigen Betheiligung des Gehirns an allen seinen Leistungen ist nun aber eine Hypothese, zu welcher die entgegengesetzte Voraussetzung der strengen Localisation der Functionen geführt hat, und welche darin besteht, dass man neben den Elementen, die als Träger der einfachen Sinnesempfindung und der motorischen Erregung betrachtet werden, noch andere für die logischen Begriffe,

1) Vgl. Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 86.
2) Soltmann, Jahrb. f. Kinderheilkunde. N. F. IX, S. 106. Die gleichzeitig gefundene Wirkungslosigkeit elektrischer Reizung der Hirnrinde scheint dagegen mit der von demselben Beobachter gefundenen geringen Erregbarkeit der Nerven und Muskeln neugeborener Thiere zusammenzuhängen (Hofmann und Schwalbe, Jahresbericht der Physiologie f. 1877, S. 33), so dass es wohl nicht erforderlich ist mit Soltmann anzunehmen, die Zuordnung bestimmter Rindengebiete bilde sich überhaupt erst nach der Geburt aus.

wieder andere für die Gemüthsbewegungen postulirt u. s. w. Derartige Vorstellungen liegen durchweg den schematischen Darstellungen zu Grunde, welche von Seiten der Pathologie zur Erläuterung der centralen Sprachstörungen gegeben wurden. Abgesehen von der Verlegung complexer Functionen in einfache Elemente macht man hier ausserdem noch die früher schon gerügte falsche Schlussfolgerung, Elemente, deren Beseitigung eine bestimmte Function aufhebt, seien eben desshalb als die Erzeuger dieser Function anzusehen [1]. Das nämliche gilt von der unter dem Einfluss der nämlichen Anschauungen entstandenen Hypothese, dass in den Zellen eines bestimmten Centralgebiets Vorstellungen einer bestimmten Kategorie befestigt seien, in den Zellen der centralen Sehsphäre also z. B. die sämmtlichen Gesichtsvorstellungen, über welche das betreffende Individuum verfüge. Man denkt sich hier, die Vorstellungen würden schichtenweise in den Zellenfeldern abgelagert, durch Abtragung der letzteren verschwänden jene daher so lange aus dem Gedächtniss, bis sie gelegentlich wieder neuen Zellen einverleibt seien [2]. Hat doch diese Anschauung zu dem seltsamen Versuch geführt, die Zahl der etwa von einem Gedächtniss zu fassenden Vorstellungen nach der Zahl der Rindenzellen abzuschätzen. Man könnte ebenso gut die Zahl der Gesichtsvorstellungen aus der Anzahl der Stäbchen und Zapfen der Retina berechnen wollen. Dass die Erscheinungen, die nach der Exstirpation einzelner Theile der centralen Sehsphäre eintreten, eine andere Deutung nöthig machen, wenn man nicht mit den hinsichtlich der Correspondenz der Sinnescentren mit den peripherischen Sinnesflächen ermittelten Thatsachen in Widerspruch gerathen will, haben wir früher gesehen [3]. Ebenso führt aber jene Anschauung in ihrer Anwendung auf die Symptomenbilder der Aphasie zu den ungeheuerlichsten Annahmen. Bei den Formen der amnestischen Aphasie beobachtet man, dass bestimmte psychologische Motive für das Verschwinden der Wortvorstellungen aus dem Gedächtniss bestimmend sind. Am leichtesten verschwindet der Vorrath an Eigennamen, dann gehen die häufiger gebrauchten Substantiva verloren, am sichersten haften die abstracteren Redetheile und die zum Ausdruck bestimmter Gemüthsbewegungen dienenden Interjectionen [4]. Man müsste also nicht nur voraussetzen, dass die Wortvorstellungen nach grammatischen Kategorien im Gehirn abgelagert würden, sondern dass auch durch irgend einen wunderbaren Zufall bei einer partiellen Zerstörung des sensorischen Wortcentrums jedesmal zu-

---

1) Vgl. oben S. 157.
2) Vgl. z. B. Meynert, Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie von Leidesdorf und Meynert, 1867, S. 80. Munk, Archiv f. Physiologie 1878, S. 164.
3) S. oben S. 157.
4) Kussmaul a. a. O. S. 163 f.

erst die Schichte der Eigennamen, dann die der andern concreten Substantiva und hierauf erst der Rest der grammatischen Zellencomplexe, zu allerletzt wahrscheinlich die Interjectionszellen heimgesucht werden! Eine Anschauung, die zu so absurden Consequenzen führt, ist nicht einmal als provisorische Hypothese brauchbar. Es ist aber wohl beachtenswerth, dass in dieser Anschauung, welche die Irrthümer der Phrenologie in einer etwas abgeänderten Form erneuert, offenbar das Princip der specifischen Energie seine folgerichtige Durchführung findet. War es der Fehler der älteren Phrenologie, dass sie je einem beliebigen Complex von Elementartheilen ein verwickeltes Geistesvermögen zutheilte, so liegt der Irrthum dieser ihrer jüngeren Schwester darin, dass sie die einzelnen vorgeblichen Elemente der geistigen Thätigkeit, zunächst die Vorstellungen, in den morphologischen Elementen des Centralorgans verkörpert denkt. Diese Anschauung ist aber in doppelter Beziehung fehlerhaft: Erstens ist jede jener Vorstellungen, die man hierbei als psychische Elemente annimmt, z. B. eine Gesichts-, eine Wortvorstellung, in Wahrheit ein höchst zusammengesetztes Product, bei welchem demnach auch ein verwickeltes Zusammenwirken zahlreicher centraler Elemente vorausgesetzt werden muss. Zweitens sind die Vorstellungen nicht Substanzen sondern Functionen. Wie ein gegebenes Netzhautelement an der Erzeugung unzähliger Gesichtsbilder betheiligt sein kann, so wird dies auch bei jeder Ganglienzelle vorauszusetzen sein, ja hier in noch höherem Masse wegen der grösseren Indifferenz der Function centraler Elemente, auf welche die Erscheinungen der Stellvertretung hinweisen.

Aus diesen letzteren Erscheinungen geht nun zugleich hervor, dass wir nur mit beträchtlichen Einschränkungen berechtigt sind die Rinde des Grosshirns in Provinzen einzutheilen, welche den verschiedenen Sinnesorganen und Bewegungswerkzeugen des Körpers entsprechen. Kann unter abgeänderten Leitungsbedingungen eine neue Vertheilung der Functionen zu Stande kommen, so liegt die Vermuthung nahe, dass auch unter normalen Verhältnissen Schwankungen vorkommen, die von der verschiedenen individuellen Entwicklung abhängig sind. Unter allen Umständen wird es ferner unzulässig sein anzunehmen, dass lediglich an die Function bestimmter centraler Zellen die eigenthümliche Form unserer sinnlichen Empfindung gebunden sei, dass also z. B. die Empfindung einer gewissen Farbe der psychologische Vorgang sei, welcher unabänderlich den physiologischen Process innerhalb einer bestimmten Zellengruppe begleite. Unter dieser Voraussetzung wäre es schlechthin unbegreiflich, wie unter abgeänderten Leitungsbedingungen die nämliche Empfindung allmälig an eine andere Zellengruppe übergehen kann, welche diese Function vielleicht gar noch zu einer solchen hinzunimmt, die ihr normaler Weise schon

zukam. Vielmehr werden wir annehmen müssen, dass schon bei einer einfachen Sinnesempfindung die Reizungsvorgänge von dem peripherischen Anfang des Sinnesnerven an bis zu seiner centralen Endigung im Gehirn betheiligt sind, dass also z. B. auf die Qualität der Lichtempfindung der Vorgang in der Netzhaut von wesentlichem Einflusse ist. In der That wird dies auch durch die Beobachtung bestätigt, dass Blind- oder Taubgeborenen die Qualitäten des Lichtes oder der Farbe gänzlich fehlen trotz unverkümmerter Ausbildung des Gehirns, und obgleich auch bei ihnen zu jenen centralen Erregungen Anlass gegeben ist, welche beim Sehenden und Hörenden Sinnesempfindungen in der Form der Phantasie- und Erinnerungsbilder verursachen. Anderseits freilich können nach dem Verlust der äussern Sinnesorgane die einmal erworbenen Qualitäten der Empfindung lange Zeit erhalten bleiben. Es widerspricht dies aber nicht dem Princip der Indifferenz der Function, welches nur verlangt, dass zu einer bestimmten Functionsform eine äussere Ursache gegeben sein müsse, welches aber nicht ausschliesst, dass die einmal eingeübte Functionsform auch dann noch andauert, wenn ihre äussere Ursache hinwegfällt. Wir haben auch hier vorauszusetzen, dass eine Anpassung der centralen Elemente an die ihnen zugeführten Erregungsvorgänge stattfindet, wodurch eine Art centraler Signale für die peripherischen Vorgänge sich ausbildet. Wie aber bei der einfachen Sinnesempfindung, so wird natürlich bei der Bildung zusammengesetzter Sinnesvorstellungen die ursprüngliche Mitarbeit der peripherischen Sinnesapparate und der niedrigeren Centralgebilde anzunehmen sein. Bei einer räumlichen Gesichtsvorstellung z. B. werden die Beschaffenheit des Netzhautbildes, die durch die Anordnung der Stäbchen und Zapfen bedingte Schärfe der Auffassung, die ebenfalls wahrscheinlich zunächst in peripherischen Bedingungen gelegenen localen Färbungen der Empfindung, die Bewegungsenergieen der Augenmuskeln und des Accommodationsapparates, die zwischen Netzhauterregung und Bewegung in den Vierhügeln vermittelte Reflexübertragung in Betracht kommen. Für alle diese Vorgänge werden schliesslich centrale Signale der obigen Art existiren, durch welche eine Reproduction früher stattgefundener Vorstellungen ermöglicht wird, welche aber niemals in Wirksamkeit treten können, wenn nicht jene äusseren Entstehungsbedingungen vorangegangen sind.

Dass nun angesichts einer derartigen Zergliederung der geistigen Functionen nicht mehr davon die Rede sein kann, die Intelligenz, den Willen und andere complicirte Geistesthätigkeiten an einzelne Hirntheile oder — was im wesentlichen auf das nämliche hinauskommt — in dem Sinne von Flourens an die Gesammtmasse der Hirnlappen zu binden, versteht sich von selbst. Sind doch jene Geistesvermögen Begriffe, mit denen

wir ausserordentlich verwickelte Complexe elementarer Functionen bezeichnen, wobei überdies nur die sinnlichen Grundlagen dieser Thätigkeiten, die den Empfindungen parallel gehenden nervösen Erregungsvorgänge, einer physiologischen Analyse zugänglich sind, während alles was die eigentliche Leistung der Intelligenz ausmacht, durchaus nur ein Gegenstand psychologischer Untersuchung sein kann. Ebenso ist die Bezeichnung der Grosshirnrinde als »Organ des Bewusstseins« nur unter wesentlichen Einschränkungen zulässig [1]. Will man damit die Thatsache andeuten, dass die Hinwegnahme der Hirnlappen alle Lebensäusserungen aufhebt, die wir beim Menschen in der Regel auf das Bewusstsein beziehen, so ist hiergegen nichts einzuwenden, obgleich die Frage, inwiefern den niederern Centraltheilen ein unvollkommener Grad von Bewusstsein zukomme, hierdurch noch nicht erledigt ist [2]. Soll dagegen das Wort Organ hier im gewöhnlichen physiologischen Sinne verstanden werden, als das Werkzeug, welches Bewusstsein hervorbringt, so wird die Bezeichnung zweifellos unrichtig. An der Entstehung des Bewusstseins sind alle Organe betheiligt, an deren Functionen die Entwicklung unserer Vorstellungen gebunden ist, also ausser den sämmtlichen Centraltheilen insbesondere auch die peripherischen Sinnes- und Bewegungswerkzeuge [3]. Ist nun aber auch das Bewusstsein nach seiner Entstehung nicht sowohl Lebensäusserung eines einzelnen Organs als des gesammten Organismus, so macht sich doch der hervorragende Werth der Grosshirnrinde für das Bewusstsein insbesondere auch darin geltend, dass dieselbe gewisse Bewusstseinszustände unabhängig von den äusseren Hülfsmitteln, die bei ihrer ursprünglichen Entstehung wirksam waren, zu erneuern vermag.

---

1) Vgl. C. Wernicke, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, XXXV, 4. Heft, S. 420 und die hierauf bezüglichen kritischen Bemerkungen von J. L. A. Koch ebend. 6. Heft.

2) Hinsichtlich dieser Frage sowie der psychologischen Untersuchung des Bewusstseins überhaupt vgl. den vierten Abschnitt.

3) Auch von S. Stricker ist auf diese Betheiligung anderer Organe bei der Ausbildung des Bewusstseins hingewiesen worden (Studien über das Bewusstsein. Wien 1879, S. 8 f.). Wenn aber dieser Autor, desshalb weil die Ganglienzellen keine »psychisch isolirten Gebilde« sein könnten, auch für die Nervenfasern eine Betheiligung an der »psychischen Function« verlangt, so ist dagegen zu bemerken, dass physiologische Verbindungen überhaupt nicht erklärlich machen können, wie Vorgänge in räumlich getrennten Gebilden in einem Bewusstsein vereinigt werden. Entfernung ist ein relativer Begriff: zwei benachbarte Atome sind ebenso gut ausser einander wie zwei beliebig getrennte Ganglienzellen. Man müsste also schon das Bewusstsein, um die Verbindung seiner Vorstellungen in dieser Weise zu erklären, auf ein Atom concentriren, welchem von allen Seiten die Nervenerregungen zufliessen, d. h. man müsste zum Cartesianischen influxus physicus mit der dazu gehörigen punktförmigen Seele zurückkehren. Davon ist natürlich Stricker selbst weit entfernt. Darum ist aber auch seinem Satz nur mit der Veränderung zuzustimmen, dass die Ganglienzellen keine physiologisch isolirten Gebilde sein können, und in dieser Fassung lässt derselbe die Frage, ob elementare psychische Vorgänge, z. B. einfache Empfindungen, bloss an die gangliösen Processe oder auch an die Nervenerregungen gebunden seien, vollkommen unentschieden.

Insofern nun gerade das entwickelte Bewusstsein, das wir allein aus unserer inneren Beobachtung kennen, durchaus an die Reproduction und Verbindung der Vorstellungen gebunden ist, hat man gewiss das Recht das grosse Gehirn und insbesondere dessen Rinde als das Organ zu bezeichnen, dessen Function am unerlässlichsten ist für das Bewusstsein. Wir dürfen aber dabei doch niemals übersehen, dass das Bewusstsein als solches überhaupt keine Function ist, sondern dass wir lediglich gewisse Zustände, die wir in uns antreffen, eben insofern wir sie innerlich wahrnehmen, als bewusste bezeichnen und demgemäss nun auch in einem übertragenen Sinne von diesen Zuständen sagen, dass sie »im Bewusstsein« seien. Es versteht sich aber von selbst, dass wir uns durch diesen Sprachgebrauch nicht dürfen verführen lassen das Bewusstsein als etwas anzusehen, was unabhängig von den Zuständen existirte, welche uns bewusst sind, und was neben den physiologischen Vorgängen, die unsere Empfindungen und sonstigen inneren Zustände begleiten, noch eines besonderen physischen Substrates bedürfte. In diesem Sinne können wir darum ebenso wenig von einem »Sitz des Bewusstseins« wie von einem »Sitz der Intelligenz« reden. Gleichwohl bietet die Gehirnphysiologie eine Reihe von Erfahrungen dar, die zwar nicht für das Bewusstsein selbst, aber für gewisse an die höheren Entwicklungsformen desselben gebundene Vorgänge ein physiologisches Substrat zu ergeben scheint, welches sogar nur einen Theil der Grosshirnrinde in Anspruch nimmt.

Eine beim Menschen umfangreiche Region des Gehirns nämlich erscheint in Betreff der Symptome der Bewegung und Empfindung vollkommen indifferent gegen Verletzungen: es ist dies der ganze nach vorn von der vordern Grenze der motorischen Zone gelegene Abschnitt der Stirnlappen (Fig. 62, S. 144). Pathologische Beobachtungen bezeugen, dass Verletzungen dieser Gegend, die zuweilen selbst mit dem Verlust ansehnlicher Massen von Hirnsubstanz verbunden waren, ohne alle Störungen von Seiten der Bewegungs- und Sinnesorgane verliefen [1]). Ebenso bestimmt lauten aber in mehreren dieser Fälle die Angaben der Beobachter dahin, dass sich bleibende Störungen der geistigen Fähigkeiten und Eigenschaften eingestellt hatten. In einem berühmt gewordenen amerikanischen Fall z. B. war eine spitzige Eisenstange von $1\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser in Folge der Explosion einer Sprengladung unten am linken Unterkieferwinkel eingedrungen und hatte oben nahe dem vorderen Ende der Pfeilnaht wieder den Schädel verlassen. Der Kranke, der noch $12\frac{1}{2}$ Jahre lebte, zeigte keine Störungen der willkürlichen Bewegung und Sinnesempfindung, aber

1) Vgl. die von CHARCOT und PITRES, Revue mensuelle, Nov. 1877, FERRIER, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 29, und DE BOYER, Études cliniques, p. 40 und 54 gesammelten Fälle.

sein Charakter und seine Fähigkeiten waren völlig verändert. »Während er in seinen intellectuellen Aeusserungen ein Kind ist,« heisst es in dem Gutachten seines Arztes, »hat er die thierischen Leidenschaften eines Mannes.«[1]) In andern Fällen werden bald die Abnahme des Gedächtnisses bald die Unfähigkeit die Aufmerksamkeit zu fixiren bald die gänzliche Willenlosigkeit als charakteristische Symptome hervorgehoben[2]). In Uebereinstimmung hiermit steht die Beobachtung, dass jene pathologischen Rückbildungen des Gehirns, welche die Herabsetzung der Intelligenz und des Willens im paralytischen Blödsinn begleiten, vorzugsweise die Stirnlappen treffen[3]). Dies gilt jedoch nicht von den acuten Formen der geistigen Störung, deren physiologische Grundlagen sich unsern verhältnissmässig rohen Untersuchungsmethoden fast noch völlig entziehen[4]). Nur die häufiger als andere Veränderungen angetroffene Hyperämie der gesammten Hirnrinde deutet darauf hin, dass nicht selten alle elementaren Functionen in einem gewissen Grade an der geistigen Störung betheiligt sein mögen. Für eine nähere Beziehung der nach vorn von der motorischen Zone gelegenen Gebiete der Hirnoberfläche zu den geistigen Thätigkeiten spricht aber endlich noch die Wahrnehmung, dass im allgemeinen in der Thierreihe die intellectuelle Entwicklung mit der Ausbildung des Vorderhirns gleichen Schritt hält, und dass beim Menschen vorzugsweise die Faltung des Vorderhirns ein Zeichen hervorragender Geisteskräfte zu sein scheint[5]).

Aus diesen Thatsachen zu schliessen, dass in der Stirnregion des Gehirns die geistigen Thätigkeiten ihren Sitz haben, würde gleichwohl ebenso verfehlt sein, als wenn man in die motorische Zone den Willen oder in die dritte Stirnwindung die Function der Sprache verlegte. Alle jene Beobachtungen beweisen nur, dass in der Stirnregion des Gehirns Elemente gelegen sein müssen, die bei den physiologischen Vorgängen, welche die

1) Vgl. das Referat bei FERRIER a. a. O. S. 33 f.

2) Vgl. DE BOYER p. 45, observ. IV, p. 55, observ. XXVII.

3) MEYNERT, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie 1867, S. 166.

4) Vgl. die Bemerkungen von GRIESINGER, Lehrb. der psych. Krankheiten. 2. Aufl. S. 417 f.

5) So fand H. WAGNER bei der Vergleichung des Gehirns von GAUSS mit dem eines Handwerkers von mittelmässiger Intelligenz für die relative Oberflächenentwicklung der einzelnen Hirnlappen folgende Zahlen, welche die Oberfläche eines jeden Lappens in Procenten der Gesammtoberfläche ausdrücken:

	Stirnlappen.	Scheitellappen.	Hinterhauptslappen.	Schläfelappen.
Gehirn von GAUSS	40,8	20,7	17,4	20,0
Gehirn eines Handwerkers	38,3	21,4	17,3	21,2

Uebrigens sind diese Messungen zu klein an Zahl, um sichere Schlüsse zuzulassen. Auch kommen die Geschlechtsunterschiede in Betracht. Am weiblichen Gehirn, dessen sämmtliche Theile an Volum und Oberfläche kleiner sind, scheint vorzugsweise der Hinterhauptslappen schwächer entwickelt. H. WAGNER fand daher für ein Frauengehirn ähnliche Proportionalzahlen wie für das Gehirn von GAUSS. (H. WAGNER a. a. O. S. 36.)

intellectuellen Functionen begleiten, unerlässliche Zwischenglieder abgeben. Unsere Muthmassung über die functionelle Natur jener Elemente wird sich aber auch hier immer nur auf relativ elementare Vorgänge in ihnen beziehen können, und sie wird zunächst von ihren Verbindungen mit anderen centralen Elementen ausgehen müssen. In letzterer Beziehung könnte hier herbeigezogen werden einerseits die unmittelbare Nachbarschaft der motorischen Zone sowie des bei der Sprachbildung betheiligten Gebietes und anderseits die wahrscheinliche Verbindung mit der Rinde des kleinen Gehirns durch die vorzugsweise den vorderen Hirntheilen zustrebenden Fasern der oberen Kleinhirnschenkel. Schon bei der Besprechung der Functionen des Kleinhirns wurde in der That auf intellectuelle Störungen hingewiesen, von welchen beim Menschen Verletzungen der Seitentheile desselben gefolgt sind, und in Uebereinstimmung mit der sonstigen Bedeutung des Organs haben wir diese Störungen auf eine Unterbrechung derjenigen Einflüsse zurückzuführen versucht, welche die Sinneseindrücke auf die Apperceptionsthätigkeit ausüben. (Vgl. S. 202.) Hiermit ist schon angedeutet, dass wir die Stirnregionen des Grosshirns möglicherweise als die Träger derjenigen physiologischen Vorgänge werden betrachten können, welche die Apperception der Sinnesvorstellungen begleiten. Wir würden dann voraussetzen, dass die Sinneseindrücke so lange bloss zur Perception gelangen, als die centralen Erregungen auf die eigentlichen Sinnescentren beschränkt bleiben, dass dagegen ihre Erfassung durch die Aufmerksamkeit oder die Apperception stets mit einer gleichzeitigen Erregung von Elementen der Stirnregion verbunden sei[1]. In der That werden wir späterhin Erscheinungen kennen lernen, welche uns dazu nöthigen anzunehmen, dass jeder Apperceptionsvorgang von einem bestimmten physiologischen Processe begleitet ist. Hierher gehört zunächst die Empfindung der Anstrengung, welche namentlich die intensiveren Apperceptionen, bei denen wir vorzugsweise von einer Thätigkeit der Aufmerksamkeit reden, begleitet. Mit dieser wahrscheinlich centralen Empfindung der Aufmerksamkeit verbinden sich häufig Muskelspannungen, welche auf eine gleichzeitige motorische Erregung zurückzuführen sind[2]. Nimmt man nun noch hinzu, dass die Aufmerk-

1) Ueber die psychologische Natur der Perception und Apperception vgl. Abschnitt IV.

2) Wegen dieser begleitenden motorischen Erregungen betrachtet FERRIER die Aufmerksamkeit als eine von einem bestimmten motorischen Centrum ausgehende Thätigkeit; er vermuthet dieses Centrum in dem am Hunde- und Affengehirn am weitesten nach vorn liegenden Gebiet der motorischen Zone, bei dessen Reizung er Bewegungen der Augen, Ohren und des Kopfes beobachtete, welche für den mimischen Ausdruck der Aufmerksamkeit charakteristisch sind. (FERRIER, Die Functionen des Gehirns, S. 255 u. 320.) So häufig nun aber auch motorische Miterregungen bei gespannter Aufmerksamkeit vorkommen, so dürfte doch die physiologische Grundlage des Apperceptionsvorganges nach der psychologischen Natur desselben zunächst in einem den Sinnes-

samkeit, wie sich am deutlichsten bei ihrem Verhalten gegenüber Erinnerungsbildern zeigt, die Intensität der sinnlichen Empfindungen, denen sie sich zuwendet, verstärken kann, so dürfte die folgende Hypothese über den die Apperception begleitenden physiologischen Vorgang Rechenschaft geben. Wir nehmen an, dass das Organ der Apperception (*AC* Fig. 65) mit einem doppelten System von Leitungsbahnen in Verbindung stehe, einem centripetalen (*xyz*), welches ihm die in den sämmtlichen Körperorganen stattfindenden sinnlichen Erregungen auf Umwegen zuleitet und einem centrifugalen (*la*, *gf* u. s. w.), welches den Sinnescentren und motorischen Centren die von *AC* ausgehenden Impulse zuführt. Je nachdem solche Impulse an Sinnes- oder Muskelcentren übertragen werden, erfolgt entweder die Apperception von Empfindungen oder die Ausführung willkürlicher Bewegungen. Sehr häufig geschieht aber beides simultan: wir appercipiren eine Vorstellung und vollziehen gleich-

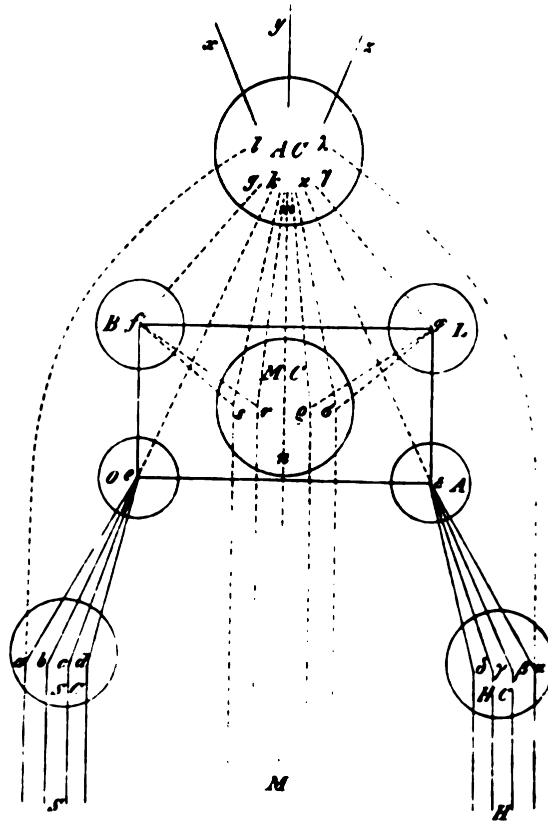


Fig. 65. Schema der Verbindungen des Apperceptionsorgans. *SC* Sehcentrum. *HC* Hörcentrum. *S* Centrale Sehnervenfasern. *H* Ebensolche Hörnervenfasern. *A* Sensorisches, *L* motorisches Sprachcentrum. *O* Sensorisches, *B* motorisches Schriftcentrum. *MC* Motorisches Centrum. *M* Motorische Centralfasern. *AC* Apperceptionscentrum, *xyz* centripetale Bahnen zu dem letzteren, *la*, *gf* u. s. w. centrifugale Verbindungen derselben.

---

centren zufliessenden Erregungsvorgänge zu suchen sein. Jene motorische Miterregung, welche zu zweckmässig angepassten Bewegungen der Sinnesorgane führt, ist daher, wie ich glaube, nur als ein der Apperception associirter Vorgang anzusehen, der auch hinwegbleiben kann und bei denjenigen Apperceptionen, die man im gewöhnlichen Leben noch nicht dem Begriff der Aufmerksamkeit zurechnet, in der That meistens hinwegbleibt.

zeitig eine ihr entsprechende äussere Handlung. Auch wo die letztere unterbleibt, da gerathen darum leicht gewisse Muskelgruppen in eine schwache Miterregung, und es entstehen so jene die intensivere Apperception begleitenden Muskelspannungen. Das kleine Gehirn würde nach dieser Hypothese ein Zwischenorgan darstellen, in welchem zunächst die dem Apperceptionsorgan in centripetaler Richtung zuzuführende sensorische Zweigbahn (xyz) sich sammelt. Es lassen sich natürlich nur sehr unbestimmte Muthmassungen darüber äussern, welche Bedeutung die Einschaltung eines so complicirt gebildeten Organs hier besitzen mag. Immerhin ist es aber ja augenfällig, dass die Art, wie die Apperception von Vorstellungen nach den jeweils einwirkenden Sinneserregungen sich richtet, von dem Schema des einfachen Reflexmechanismus möglichst weit entfernt ist, so dass, wenn man auch eine gewisse Analogie mit der Reflexerregung hier immer noch anerkennen wird, es sich doch um Reflexe der verwickeltsten Art handelt. Wenn wir daher bei dem einfachen Reflex die Bewegung in zwingender und eindeutiger Weise verursacht finden durch eine sensorische Erregung, so reden wir bei der Apperception und bei der willkürlichen Bewegung nur von einem *regulirenden* Einfluss der stattfindenden Sinneserregungen, womit eben angedeutet wird, dass uns die Zwischenglieder der Wirkung, welche auf das Endresultat den entscheidenden Einfluss ausüben, entgehen. Besonders dann aber würde die verwickelte Gestaltung jenes Zwischenorgans wohl begreiflich sein, wenn in demselben etwa durch die unmittelbaren Sinneserregungen früher vorhanden gewesene Erregungen ausgelöst werden sollten. Denn es würde dann in demselben eine wichtige physiologische Grundlage für die Association der Vorstellungen zu finden sein.

Die von dem Apperceptionsorgan ausgehenden Leitungsbahnen sind in jeder der beiden Hauptrichtungen, die wir annehmen, der centrifugal-sensorischen und der centrifugal-motorischen, ebensowohl unmittelbar mit den Sinnescentren (SC, HC) und den motorischen Centren (MC) verbunden als auch mittelbar, durch intermediäre Centren, welche für gewisse complexe Functionen Knotenpunkte der Leitung darstellen. Diese Rolle werden wir z. B. innerhalb der centrifugal-sensorischen Bahn dem optischen und akustischen Wortcentrum (O und A), innerhalb der motorischen dem Centrum des Schreibens und der Wortarticulation (B und L) zuweisen müssen. Dabei betrachten wir jedoch die letztgenannten Centren nicht als selbständige Erzeuger der ihnen gewöhnlich zugeschriebenen Functionen sondern in dem schon früher angedeuteten Sinne als nothwendige Zwischenglieder in dem Mechanismus der sprachlichen Apperceptionen. Die physiologische Bedeutung derselben wird man sich etwa veranschaulichen können, indem man sich denkt, dass, sobald eine dem Gebiet der Sprache

zugehörige Vorstellung in den eigentlichen Sinnescentren *SC*, *HC* entsteht, in den sensorischen Zwischencentren *O* und *H* entsprechende Vorgänge ausgelöst werden, worauf sich dann die appercipirende Erregung gleichzeitig diesen und den in den Centren *SC* und *HC* stattfindenden Erregungen zuwendet. Den Vorgängen in *O* und *A* würde die Bedeutung von Signalen zuzuschreiben sein, welche dadurch sich ausbilden, dass für die Vorstellungen der Sprache neben der gewöhnlichen sensorischen Leitung zu dem Apperceptionsorgan noch besondere Leitungen mit intermediären Centren sich entwickeln, in welchen letzteren die gewohnheitsmässig verbundenen Laut- und Schriftbilder in einheitliche Signale vereinigt werden. Natürlich sind aber diese Signale wiederum nicht als Spuren anzusehen, die an gewissen Zellen unveränderlich festhaften, sondern als vergängliche Processe, so gut wie die Reizungsvorgänge in den peripherischen Sinnesorganen, welche aber, wie alle Vorgänge in der centralen Nervensubstanz, eine Disposition zu ihrer Wiedererneuerung zurücklassen. Eine ähnliche Function wird den motorischen Zwischencentren *B* und *L* beizulegen sein. Nur haben die Vorgänge in ihnen nicht die Bedeutung von Signalen sondern von Uebertragungen und Vertheilungen der erregenden Kräfte, indem in ihnen, den in *B* und *A* entstandenen Signalen entsprechend, ein einheitlicher Apperceptions- und Willensact (auf den Wegen gf, $\gamma\varphi$) oder sogar eine unmittelbare Einwirkung der Schrift- und Wortsignale (auf den Wegen ef, $\varepsilon\varphi$) ohne Betheiligung des Willens die entsprechenden motorischen Erregungen auslöst. Diese werden dann den allgemeinen motorischen Centren *MC* zugeleitet, um von ihnen aus erst in die weitere Nervenleitung zu den Muskeln überzugehen.

Hiernach bedarf es kaum mehr der besonderen Bemerkung, dass wir nach dieser Hypothese auch den die Apperception begleitenden physiologischen Vorgang keineswegs in einer bestimmten Gehirnregion concentrirt denken. sondern dass die Elemente des »Organs der Apperception« in ähnlichem Sinne bloss als unerlässliche Zwischenglieder angesehen werden, wie dies bei den Centren der Sprache geschehen ist. Der physiologische Vorgang selbst besteht aus der Summe aller dem Apperceptionsorgan zugeleiteten und von ihm ausgehenden Erregungen. Die dominirende Bedeutung dieses Gebietes beruht aber einzig und allein darauf, dass seine Ausschaltung alle jene Processe aufhebt, während die Beseitigung irgend eines anderen mitwirkenden Centrums immer nur einen Theil der Apperceptionen unmöglich macht. So hebt z. B. die Ausschaltung des sensorischen Sprachcentrums die Apperception der Worte auf, während diejenige von Gesichtsbildern und sogar von einfachen Schalleindrücken noch möglich ist.

In dem hypothetischen Schema der Fig. 65, welches die hier geltend gemachten Anschauungen in ihrer Anwendung auf die Verbindungen des Apperceptionsorgans mit den bei der Sprache wirksamen Centren versinnlichen soll, sind die centripetalleitenden Bahnen sowie die Verbindungsbahnen zwischen gleichgeordneten Centren durch ausgezogene, die centrifugalleitenden Bahnen durch unterbrochene Linien dargestellt. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass zwischen den Sinnescentren und den zu ihnen gehörigen Zwischencentren, ebenso wie zwischen den gleichgeordneten Centren OA und BL, die Leitung in beiden Richtungen geschehen kann. Nehmen wir nun an, es wirkten, zugeleitet in dem Sehnerven S, eine Reihe von Eindrücken auf das Sehcentrum SC, so sind folgende Hauptfälle möglich: 1) Die Eindrücke werden nicht weiter geleitet: dann bleiben die Empfindungen im Zustande der blossen Perception oder undeutlichen Wahrnehmung. 2) Einem einzelnen Eindruck a, welcher durch die auf den Wegen xyz dem Apperceptionsorgan zufliessenden Erregungen begünstigt ist, kommt auf dem Wege la eine apperceptive Erregung entgegen: es findet Perception von bcd und Apperception von a statt. 3) Der ganze zusammengesetzte Eindruck ad wird durch die von AC ausgehende appercipirende Erregung gehoben: Apperception der zusammengesetzten Vorstellung ad. 4) Neben der unmittelbaren Apperception des complexen Eindruckes ad findet eine Leitung über O nach dem Centrum A statt, wo ein Signal ausgelöst wird, welches auf dem Wege $\varepsilon\alpha\delta$ in dem Hörcentrum HC die das Gesichtsbild ad bezeichnende Wortvorstellung $\alpha\delta$ hervorbringt. Gleichzeitig können auf Wegen $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$ Signal und Laut appercipirt werden. 5) Mit den unter voriger Nummer besprochenen Vorgängen verbindet sich: a) eine Leitung des Wortsignals von A über L nach MC (dur[illegible] $\varepsilon\varphi$ und $\varphi\varrho\sigma$): unwillkürliches Aussprechen des eine appercipirte Vorstellung bezeichnenden Wortes; b) eine Leitung von AC über L nach MC (durch $\gamma\varphi$ und $\varphi\varrho\sigma$): absichtliches Aussprechen des betreffenden Wortes; c) eine Leitung von HC über A nach O und von hier aus wieder nach SC zu irgend welchen andern (in der Figur nicht dargestellten) Elementen $a'd'$: unwillkürliche Association der Wortvorstellung mit dem Schriftbild. 6) Ist der ursprüngliche Eindruck ad das Schriftbild eines Wortes, so kann folgendes stattfinden: a) ebenfalls wieder unmittelbare Apperception (auf dem Wege la): Apperception eines unverstandenen Wortbildes; b) Leitung von SC nach O und Apperception auf den Wegen la und ke: Apperception eines Wortes von bekannter Bedeutung; c) Leitung von SC nach O und von O über A nach HC nebst vierfacher Apperception auf den Wegen la, ke, $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$: Apperception eines optischen und des zugehörigen akustischen Wortbildes (der gewöhnliche Vorgang beim Lesen); u. s. w. Wir können es unterlassen die übrigen Fälle, die sich von selbst aus dem Schema ergeben, aufzuzählen. Doch mag bemerkt werden, dass jede der Leitungscombinationen, die nach dem Schema möglich ist, auch in der psychologischen Erfahrung vorkommen kann. Findet z. B. Leitung von SC über O und A nach HC und bloss Apperception auf dem Wege $\lambda\alpha$ statt, so repräsentirt dies den Fall, der beim gedankenlosen Lesen verwirklicht ist: wir appercipiren unmittelbar die den Schriftbildern entsprechenden Worte, oder wir appercipiren dieselben bloss als Lautvorstellungen. Auch die verschiedenen Erscheinungen, die bei dem aphatischen Symptomencomplex vorkommen, lassen sich leicht veranschaulichen. Die Zerstörung des Centrums L oder der die Verbindungen desselben herstellenden Leitungen wird die gewöhnliche ataktische Aphasie hervorbringen, deren nähere Beschaffenheit sich wieder

nach der speciellen Localisation der Störung richtet. Ist die Verbindung $\varphi\varrho\sigma$ unterbrochen, so wird die Hervorbringung der Worte überhaupt unmöglich sein. Fehlt die Leitung $\gamma\varphi$, so ist zwar die willkürliche Wortbildung aufgehoben, aber unwillkürlich oder durch mechanisches Nachsprechen können noch Worte hervorgebracht werden: hierher werden z. B. auch diejenigen Fälle gehören, in denen bei sonst completer Aphasie die Interjectionen erhalten geblieben sind. Ist die Leitung AL unterbrochen, so wird umgekehrt der unwillkürliche Mechanismus der Sprache aufgehoben sein, durch Willensanstrengung werden aber noch Worte gebildet werden können. Aehnlich lassen sich, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, die correspondirenden Formen der ataktischen Agraphie aus den verschiedenen Unterbrechungen in den Verbindungen des Centrums B ableiten. Werden die Centren A und O in ihrer Function gestört, so werden dagegen die verschiedenen Formen sensorischer Sprachstörungen sowie der sogenannten amnestischen Aphasie und Agraphie in die Erscheinung treten. A ist der Sitz der Worttaubheit, O der Wortblindheit. Ist die Verbindung zwischen HC und A, zwischen SC und O unterbrochen, so können im ersten Fall die gehörten, im zweiten Fall die geschriebenen Worte nicht mehr verstanden werden. Möglicherweise kann dabei noch, falls die Verbindung ee persistirt, eine Umsetzung der geschriebenen Worte in Laute oder dieser in Schriftbilder stattfinden. In solchen Fällen wird, z. B. wenn das Centrum A oder die Leitung HCA betroffen ist, der Kranke vorgesprochene Worte nicht oder (bei unvollständiger Unterbrechung) nur mühsam verstehen, während er ohne Schwierigkeit laut zu lesen im Stande ist[1]. Wo die Function der Centren A und O bloss gehemmt ist, oder einzelne der zugehörigen Leitungen bloss erschwert sind, da werden nun jene Erscheinungen hervortreten, die als Gedächtnissschwäche entweder für Wort- und Schriftbilder überhaupt oder für bestimmte Wortkategorien erscheinen. Hierbei kommt die Schwäche der physiologischen Erregung, welche die Erinnerungsbilder begleitet, wesentlich in Betracht. Dadurch wird es geschehen können, dass diese Erregung in einem bestimmten Gebiet, dessen Function gehemmt ist, stets unterhalb der Reizschwelle liegt, während eine Leitung für äussere Sinneserregungen noch möglich ist. Denken wir uns nun z. B. einen derartigen Zustand im Functionsgebiet des Centrums A, so werden gehörte Worte aufgefasst und verstanden, auch wohl unmittelbar nachdem sie gehört sind reproducirt werden können, wogegen eine Erneuerung weiter zurückliegender Erinnerungsbilder von Worten nicht mehr möglich ist. Gerade solche Fälle sind es aber offenbar, in denen die allgemeinen Gesetze der Uebung ihre Anwendung finden. Am leichtesten schwinden die selteneren Bestandtheile des Wortschatzes; am sichersten haften gewisse früh eingeprägte Wortbilder. Auch Fälle von erneuter Einübung nach fast völligem Schwund der Spracherinnerung verzeichnet die pathologische Beobachtung. Ebenso fällt unter den nämlichen Gesichtspunkt das Vergessen bestimmter Wortclassen. Abgesehen von dem Festhaften der Interjectionen, für welches wir oben schon eine physiologische Erklärung gegeben, können wir die hierher gehörigen Erscheinungen unter die Regel bringen, dass diejenigen Worte am leichtesten dem Gedächtnisse entschwinden, die im Bewusstsein stets mit concreten sinnlichen Vorstellungen verbunden sind. Am häufigsten werden darum die Eigennamen vergessen, insofern wir von den

[1] Vgl. einen derartigen Fall bei Kussmaul, Störungen der Sprache, S. 178.

Trägern derselben ein deutliches Bild im Gedächtniss besitzen, hinter welchem leicht das begleitende Wort in den Hintergrund des Bewusstseins zurücktritt. Nach ihnen kommen die concreten Gegenstandsbegriffe, da Objecte wie Stuhl, Tisch, Haus u. dergl. in der Regel in deutlichen Gesichtsbildern von uns vorgestellt werden. Dagegen haften die Worte für abstractere Begriffe, wie Tugend, Gerechtigkeit u. s. w., fester in unserm Gedächtnisse, weil hier das bezeichnende Wort, eventuell begleitet von dem entsprechenden Schriftbild, allein den Begriff im Bewusstsein vertreten muss. Aehnlich erklärt sich das festere Haften der Verba und Partikeln. Schon das Verbum hat, insofern es meist eine Thätigkeit bezeichnet, die von verschiedenen Subjecten ausgehen und unter verschiedenen Bedingungen stattfinden kann, einen allgemeineren Charakter als das Substantivum. In diesem Sinne ist schneiden abstracter als Messer, leuchten als Licht, gehen als Weg, und es führen so jene befremdlichen Fälle, wo ein Patient genöthigt ist alle Substantiva verbal zu umschreiben, die Scheere als das, womit man schneidet, das Fenster als das, wodurch man sieht[1]), auf die nämliche allgemeine Regel zurück. Diese letztere ist aber offenbar nur ein Specialfall des psychologischen Gesetzes, nach welchem die Apperceptionsthätigkeit in einem gegebenen Moment in der Regel einer Vorstellung vorzugsweise sich zuwendet und diese Vorstellung um so intensiver erfasst, je weniger sie gleichzeitig auf andere Vorstellungen abgelenkt ist[2]). Dem entsprechend werden sich auch die begleitenden physiologischen Erregungen verhalten. Bei der Vorstellung eines bekannten Menschen wird die appercipirende Erregung vorzugsweise den Weg la (Fig. 65) einschlagen, und die Erregungen auf den Wegen $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$ (der Klang seines Namens) werden nur schwach jene vorherrschende Apperception begleiten; bei der Vorstellung eines abstracten Begriffs dagegen werden vorzugsweise diese letzteren Erregungen vorhanden sein. Hiervon ist nun aber nothwendig jene Einübung der Centren abhängig, an welche die Reproduction gebunden ist. Entsteht daher im Gebiet der Sprachcentren eine Störung, durch welche alle schwächeren Erregungen völlig gehemmt werden, so kann es eintreten, dass alle jene Signale, für welche das Centrum A weniger eingeübt ist, unter der Schwelle bleiben, während die besser eingeübten Signale noch appercipirt werden können und daher zusammen mit den zugehörigen Sinneserregungen in HC zu deutlichen Wortvorstellungen sich ausbilden.

7. Allgemeine Gesetze der centralen Functionen.

Suchen wir uns schliesslich die leitenden Principien zu vergegenwärtigen, zu denen die obige Zergliederung der centralen Functionen geführt hat, so lassen sich dieselben in die folgenden fünf allgemeinen Sätze zusammenfassen:

1) Das Princip der Verbindung der Elementartheile: Jedes Nervenelement ist mit andern Nervenelementen verbunden und wird erst in dieser Verbindung zu physiologischen Functionen befähigt.

---

1) Kussmaul a. a. O. S. 158.
2) Vgl. Abschnitt IV.

2) Das Princip der Indifferenz der Function: Kein Element vollbringt specifische Leistungen, sondern die Form seiner Function ist von seinen Verbindungen und Beziehungen abhängig.

3) Das Princip der stellvertretenden Function: Für Elemente, deren Function gehemmt oder aufgehoben ist, können andere die Stellvertretung übernehmen, sofern sich dieselben in den geeigneten Verbindungen befinden.

4) Das Princip der localisirten Function: Jede bestimmte Function hat unter gegebenen Bedingungen der Leitung einen bestimmten Ort im Centralorgan, von welchem sie ausgeht, d. h. dessen Elemente in den zur Ausführung der Function geeigneten Verbindungen stehen.

5) Das Princip der Uebung: Jedes Element wird um so geeigneter zu einer bestimmten Function, je häufiger es durch äussere Bedingungen zu derselben veranlasst worden ist.

Der dritte dieser Sätze hängt mit dem zweiten unmittelbar zusammen, da die Stellvertretung offenbar erst möglich wird durch die Indifferenz der Function. Der vierte wird durch den dritten insofern limitirt, als eine Function, sobald Stellvertretungen stattfinden, auch nicht mehr an denselben Ort gebunden bleibt. Diese Beschränkung ist dadurch angedeutet, dass eine bestimmte Localisation nur unter gegebenen Bedingungen der Leitung vorausgesetzt wird. In der That sind überall wo eine Stellvertretung stattfindet Einflüsse wirksam, durch welche die Bedingungen der Leitung verändert werden. Das fünfte Princip endlich ist sowohl bei der Localisation der Functionen wie in allen Fällen von Stellvertretung wirksam, und insbesondere erklärt dasselbe die Thatsache, dass die Stellvertretung stets nur allmälig sich vollzieht.

Im weitesten Umfange kommen die angegebenen Principien bei den Grosshirnhemisphären zur Geltung, indem hier die vielseitigsten Verbindungen und also auch Vertretungen stattfinden; doch sind sie in ihrer allgemeinen Fassung für alle Centralorgane gültig, indem insbesondere zahlreiche Erscheinungen, die wir schon bei der Untersuchung der Leitungsgesetze und der Functionen des Rückenmarks kennen lernten, auf sie hinweisen.

Die Ansichten über die physiologische Function der Centraltheile gingen ursprünglich von der anatomischen Zergliederung aus. Man suchte nach einer Bedeutung der einzelnen Hirntheile, und da die Beobachtung hierfür keine Anhaltspunkte bot, so half die Phantasie aus. Die einzelnen Seelenvermögen, Perception, Gedächtniss, Einbildungskraft u. s. w., wurden willkürlich und von den verschiedenen Autoren natürlich in sehr verschiedener Weise localisirt[1]).

1) Vgl. die Aufzählung bei HALLER, Elementa physiologiae. Lausann. 1762, IV, p. 397.

Es ist hauptsächlich HALLER's Verdienst, einer naturgemässeren Auffassung, welche sich an die physiologische Beobachtung anschloss, die Bahn gebrochen zu haben, eine Reform, die mit seiner Irritabilitätslehre nahe zusammenhängt. Die wesentliche Bedeutung der letzteren bestand darin, dass sie die Fähigkeiten der Empfindung und Bewegung auf verschiedenartige Gewebe, jene auf die Nerven, diese auf die Muskeln und andere contractile Elemente zurückführte[1]. Als die Quelle dieser Fähigkeiten betrachtete HALLER das Gehirn. Mit der Seele und den psychischen Functionen stehe dieses nur insofern in Beziehung, als es das sensorium commune oder der Ort sei, wo alle Sinnesthätigkeiten ausgeübt werden, und von dem alle Muskelbewegungen entspringen. Dieses sensorium erstrecke sich über die ganze Markmasse des grossen und kleinen Gehirns[2]. Es sei zwar zweifellos, dass jeder Nerv von einem bestimmten Centraltheil seine physiologischen Eigenschaften empfange, dass also, wie auch die pathologische Beobachtung bezeuge, das Sehen, Hören, Schlucken u. s. w. irgendwo im Gehirn seinen Sitz habe, doch scheint es ihm nach den Ursprungsverhältnissen der Nerven, dass dieser Sitz nicht bestimmt begrenzt, sondern im allgemeinen über einen grösseren Theil des Gehirns ausgedehnt sei[3]. Den Commissurenfasern schreibt HALLER die Bedeutung zu, dass sie die stellvertretende Function gesunder für kranke Theile vermitteln, und die Unerregbarkeit des Hirnmarks leitet er davon ab, dass die Nervenfasern in dem Masse ihre Empfindlichkeit verlieren, als sie im Hirnmark in zahlreiche Zweige sich spalten[4].

Der so gewonnene Standpunkt blieb der Physiologie unverloren. Aber die Bestrebungen nach einer physiologischen Localisirung der Geistesvermögen kehrten trotzdem fortwährend wieder, und wie früher gingen sie in der Regel von den Anatomen aus. Zu einem wirklichen System von dauerndem Einflusse wurde diese Lehre durch GALL erhoben, dessen Verdienste um die Erforschung des Gehirnbaues unbestreitbar sind[5]. Die durch GALL begründete Phrenologie[6] legt die Vorstellung zu Grunde, dass das Gehirn aus inneren Organen bestehe, welche den äusseren Sinnesorganen analog seien. Wie diese die Auffassung der Aussenwelt, so sollten jene gleichsam die Auffassung des inneren Menschen vermitteln. Die einzelnen im Gehirn localisirten Fähigkeiten werden daher auch geradezu i n n e r e S i n n e genannt. GALL hat derselben 27 unterschieden[7], bei deren Bezeichnung er übrigens nach Bedürfniss die Ausdrücke Sinn, Instinkt, Talent und sogar Gedächtniss gebraucht. So unterscheidet er Ortssinn, Sprachsinn, Farbensinn, Instinkt der Fortpflanzung, der Selbstvertheidigung, poetisches

1) Siehe die historische Kritik der Irritabilitätslehre in meiner Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig 1858, S. 155.

2) Elem. physiol. IV, p. 395.

3) Ebend. p. 397.

4) »Hypothesin esse video et fateor« fügt er vorsichtig hinzu. (Ebend. p. 399.)

5) GALL et SPURZHEIM, Anatomie et physiologie du système nerveux, Vol. I. Paris 1810. Vgl. ferner: Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems, von denselben. Dem französ. Institut überreichtes Mémoire nebst dem Bericht der Commissäre. Paris und Strassburg 1809. Die beiden Hauptverdienste GALL's um die Gehirnanatomie bestehen darin, dass er die Zergliederung des Gehirns von unten nach oben einführte, und dass er die durchgängige Faserung des Hirnmarkes nachwies.

6) Das GALL'sche System ist ausführlich dargestellt in Bd. II—IV des oben citirten Werkes.

7) SPURZHEIM hat sie auf 35 vermehrt. Vgl. COMBE, System der Phrenologie, deutsch von HIRSCHFELD. Braunschweig 1833, S. 101 f.

Talent, esprit caustique, métaphysique, Sachgedächtniss, Wortgedächtniss u. s. w. Die gewöhnlich angenommenen Seelenvermögen, Perception, Verstand, Vernunft. Wille u. s. w., haben unter den phrenologischen Begriffen keine Stelle. Diese Grundkräfte der Seele sind nach GALL's Ansicht nicht localisirt, sondern sie sind gleichmässig bei der Function aller Gehirnorgane, ja selbst der äusseren Sinnesorgane wirksam. Jedes dieser Organe ist nach ihm eine »individuelle Intelligenz«[1]). Für die Analogie der Gehirnorgane mit den Sinnesorganen entnimmt GALL ein Argument aus seinen anatomischen Untersuchungen. Wie jeder Sinnesnerv ein Bündel von Nervenfasern, so sei das ganze Gehirn eine Vereinigung von Nervenbündeln[2]).

Bei der empirischen Begründung dieser Lehren wurde von GALL und seinen Nachfolgern dem Gehirn der Schädel substituirt: über die Ausbildung der einzelnen Organe sollte die Schädelform Auskunft geben. Daher das Bestreben, jene möglichst an die Oberfläche des Gehirns zu verlegen. Schon hierin tritt eine Tendenz, die Beobachtungen vorausgefassten Meinungen anzubequemen, zu Tage, welche sich in allen Einzeluntersuchungen wiederholt und die angeblichen Resultate derselben völlig werthlos macht. Aber hiervon abgesehen bildeten die wahrhaft ungeheuerlichen psychologischen und physiologischen Grundvorstellungen der phrenologischen Lehren einen bedenklichen Rückschritt gegenüber dem weit geklärteren Standpunkt, den HALLER eingenommen. Während dieser das richtige Princip bereits ahnt, dass in den Centralorganen die peripherischen Organe des Körpers vertreten sein müssen, machen die Phrenologen das Gehirn zu einem für sich bestehenden Complex von Organen, für welche sie specifische Energieen der verwickeltsten Art voraussetzen. Alle Fehler der psychologischen Vermögenstheorie verschwinden gegen diese gedankenlose Aufzählung der complicirtesten Fähigkeiten, deren jede einer einzelnen Nervenfaser oder einem bestimmten Faserbündel zugeschrieben wird. Trotz dieser offenliegenden Schwächen erfreute sich das phrenologische System eines Beifalls, der ihm eine auffallende Berücksichtigung in der wissenschaftlichen Literatur zu Theil werden liess. So ist LEURET's vergleichende Anatomie des Nervensystems hauptsächlich von der Tendenz einer Widerlegung der phrenologischen Lehren durchdrungen[3]).

Von jetzt ab gingen auf lange Zeit die anatomische und die physiologische Untersuchung gesonderte Wege. Die deutschen Anatomen kehrten im allgemeinen zu den Vorstellungen HALLER's zurück, waren aber gleichzeitig beeinflusst von der SCHELLING'schen Naturphilosophie: so namentlich CARUS[4]) und der um die Morphologie des Gehirns hochverdiente BURDACH[5]). Die Physiologie der Centraltheile wurde um dieselbe Zeit von den französischen Experimentatoren, besonders von MAGENDIE und FLOURENS, neu begründet. In den Vorstellungen, welche

1) Vol. IV, p. 341.

2) Vol. I, p. 271. Vol. II, p. 372.

3) LEURET, Anatomie comparée du système nerveux, tome I. Eine kleinere durchweg treffende Kritik der Phrenologie hat FLOURENS geliefert Examen de la phrénologie. Paris 1842.

4) C. G. CARUS, Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns. Leipzig 1814. Später hat sich dieser Autor einer gemässigtern phrenologischen Anschauung zugewandt und dieselbe in mehreren Werken vertreten. (Grundzüge einer neuen Cranioskopie. Stuttgart 1841. Neuer Atlas der Cranioskopie, 2. Aufl. Leipzig 1864. Symbolik der menschl. Gestalt. 2. Aufl., S. 121.)

5) BURDACH, Vom Bau und Leben des Gehirns, Bd. 3. Leipzig 1826.

diese Forscher über die Bedeutung der Centraltheile entwickelten, lässt sich eine Reaction gegen die phrenologischen Ansichten nicht verkennen. Bei MAGENDIE machte sich dieselbe zunächst darin geltend, dass er seine Erklärungen strenge den beobachteten Thatsachen anpasste [1]. Er sah nach der Ausrottung der Streifenhügel die Thiere nach vorwärts fliehen: so nahm er denn in ihnen eine die Vorwärtsbewegung hemmende Kraft an. Nach Schnitten in das Kleinhirn beobachtete er eine Neigung rückwärts zu fallen: hier sollte nun umgekehrt eine vorwärts treibende Kraft ihren Sitz haben. Ebenso leitete er die Reitbahnbewegungen bei Hirnschenkelverletzungen aus dem aufgehobenen Gleichgewicht rechts- und linksdrehender Kräfte her. FLOURENS verband mit derselben Treue der Beobachtung klarere psychologische Begriffe. Seine Untersuchungen erstreckten sich hauptsächlich auf das verlängerte Mark, die Vierhügel, das kleine und grosse Gehirn. Das erstere bestimmte er als das Centrum der Herz- und Athembewegungen, die Vierhügel als Centralorgane für den Gesichtssinn, das Cerebellum als den Coordinator der willkürlichen Bewegungen, die Grosshirnlappen als den Sitz der Intelligenz und des Willens [2]. Aber diese Theile verhielten sich, wie er fand, zu den von ihnen abhängigen Functionen verschieden. Die centralen Eigenschaften des verlängerten Marks sah er auf einen kleinen Raum, seinen noeud vital, beschränkt, dessen Zerstörung augenblicklich das Leben vernichte. Die höheren Centraltheile dagegen treten mit ihrer ganzen Masse gleichmässig für die ihnen zugewiesene Function ein. Dies schliesst er daraus, dass die Störungen, die durch theilweise Abtragung der Grosshirnlappen, des Kleinhirns oder der Vierhügel verursacht werden, im Laufe der Zeit sich ausgleichen. Der kleinste Theil dieser Organe kann demnach, so nimmt er an, für das Ganze functioniren. Hierdurch trat die Lehre FLOURENS' in scharfen Gegensatz zu den phrenologischen Vorstellungen, zugleich aber entsprach sie ziemlich getreu der Beobachtung. So kam es, dass sie bis in die neueste Zeit in der Physiologie die herrschende Anschauung blieb. Aber augenscheinlich kehren hier in psychologischer Beziehung ähnliche Schwierigkeiten wieder, wie sie sich der Organenlehre der Phrenologen entgegensetzen. Intelligenz und Wille sind complexe Fähigkeiten. Dass dieselben in jedem kleinsten Theil der Grosshirnlappen ihren Sitz haben sollen, ist im Grunde ebenso schwer begreiflich, als dass Sprachgedächtniss, Ortssinn u. s. w. irgendwo localisirt seien. Zudem bleibt es dunkel, welche Bedeutung den einzelnen Theilen, welche die anatomische Zergliederung der Hirnhemisphären unterscheiden lässt, zukommen soll, wenn diese sich in functioneller Beziehung etwa ebenso gleichartig verhalten wie die Leber. Ohne Zweifel hierdurch veranlasst kehrten die Anatomen, wo sie sich auf Speculationen über die Bedeutung der Gehirntheile einliessen, meistens zu der Vorstellung einer Localisation der geistigen Fähigkeiten zurück [3]. So kam es denn auch, dass die durch FLOURENS in die Wissenschaft eingeführten Ansichten hauptsächlich in Folge einer innigeren Verbindung der anatomischen und der physiologischen Beobachtung allmälig wankend wurden. Von entscheidendem Gewichte waren hierbei einerseits die Untersuchungen über die Elementar-

1) MAGENDIE, Leçons sur les fonctions du système nerveux. Paris 1839.

2) FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux. 2me édit. Paris 1842.

3) Vgl. z. B. ARNOLD, Physiologie, 1, S. 886. HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele, S. 174.

structur der Centralorgane, anderseits die aus physiologischen und pathologischen Beobachtungen gewonnenen Aufschlüsse über die Localisation gewisser Sinnesempfindungen und motorischer Wirkungen. Bahnbrechend in letzteren Beziehungen wurde namentlich die Entdeckung der anatomischen Grundlagen der Aphasie. Gleichwohl blieb zwischen diesen Resultaten und den Ergebnissen der theilweisen Abtragung der Hemisphären nach dem Vorgange von FLOURENS ein gewisser Widerspruch bestehen, da als das bleibende Symptom nach letzterer Operation nicht die Beseitigung einzelner Functionen, sondern die Abschwächung aller sich darstellte, so dass noch in neuester Zeit GOLTZ [1]) die Anschauung von FLOURENS in etwas modificirter Gestalt zu erneuern suchte. Auf die relative Berechtigung dieses Versuchs gegenüber den einseitigen Localisationshypothesen wurde oben hingewiesen, zugleich aber gezeigt, dass die Durchführung desselben nothwendig zu einer noch viel umfassenderen Anwendung des von GOLTZ bekämpften Princips der Stellvertretung führt, wobei dieses mit der gewöhnlich vorausgesetzten specifischen Energie der nervösen Elemente nicht mehr bestehen kann.

Sechstes Capitel.

Physiologische Mechanik der Nervensubstanz.

1. Allgemeine Aufgaben und Grundsätze einer Mechanik der Innervation.

Die Betrachtung der physiologischen Leistungen des Nervensystems hat uns zu dem Satze geführt, dass dieselben, von den complicirtesten Verrichtungen der Centralorgane an bis herab zur Empfindung und Muskelzuckung, auf einfachste Vorgänge zurückweisen, aus welchen erst vermöge der vielfachen Verbindung der Elementartheile die physiologischen Effecte hervorgehen. So erhebt sich denn schliesslich die Frage, wie jene bis jetzt unbekannten elementaren Functionen, die in ihrem Zusammenwirken so mannigfache und verwickelte Leistungen herbeiführen, beschaffen sind.

Die in der einzelnen Nervenfaser und Ganglienzelle wirksamen Vorgänge hat man auf zwei Wegen zu erkennen gesucht, von welchen wir den einen als den der inneren, den andern als den der äusseren Molekularmechanik des Nervensystems bezeichnen können. Die erstere geht von der Untersuchung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Nervenelemente aus, sie sucht die Veränderungen zu ermitteln, welche

1) Vgl. namentlich dessen Erörterungen in PFLÜGER's Archiv. Bd. 20, S. 1 f.

diese Eigenschaften in Folge der physiologischen Function erfahren, um auf solche Weise unmittelbar den inneren Kräften auf die Spur zu kommen, die bei den Vorgängen in den Nerven und Nervencentren wirksam sind. So verlockend es aber auch scheinen mag, diesen Weg zu verfolgen, da derselbe das eigentliche Wesen der Nervenfunctionen unmittelbar zu enthüllen verspricht, so ist derselbe doch gegenwärtig noch allzu weit von seinem Ziele entfernt, als dass wir es wagen könnten uns ihm anzuvertrauen. Die Untersuchung der Centraltheile ist noch gar nicht in Angriff genommen, und unser Wissen über die inneren Vorgänge in den peripherischen Nerven beschränkt sich im wesentlichen darauf, dass die Function derselben von elektrischen und chemischen Veränderungen begleitet wird, deren Bedeutung noch wenig aufgehellt ist. So steht uns denn nur noch der zweite Weg offen, derjenige der äusseren Molecularmechanik. Sie lässt die Frage nach der speciellen Natur der Nervenkräfte völlig bei Seite, indem sie lediglich von dem Satze ausgeht, dass die Vorgänge in den Elementartheilen des Nervensystems Bewegungsvorgänge irgend welcher Art sind, deren Zusammenhang unter sich und mit den äusseren Naturkräften durch die für alle Bewegung gültigen Principien der Mechanik bestimmt wird. Sie stellt sich also auf einen ähnlichen Standpunkt wie die allgemeine Theorie der Wärme in der heutigen Physik, wo man sich ebenfalls mit dem Satze begnügt, dass die Wärme eine Art der Bewegung ist, hieraus aber mit Hülfe der mechanischen Gesetze alle Erscheinungen in befriedigender Vollständigkeit ableitet. Damit der Molecularmechanik des Nervensystems das ähnliche gelinge, muss sie die Erscheinungen, welche die Basis ihrer Betrachtungen bilden, zunächst auf ihre einfachste Form bringen, indem sie die physiologische Function der nervösen Elemente erstens unter den einfachsten Bedingungen, die möglich sind, und zweitens, so weit dies geschehen kann, unter solchen Bedingungen, die im Experiment willkürlich beherrscht und variirt werden können, untersucht. Nun hat uns die Zergliederung der complexen physiologischen Leistungen bereits auf den Begriff des Reizes geführt. Als die allgemeinen Ursachen der nervösen Vorgänge haben wir theils innere Reize, gewisse rasch sich vollziehende Veränderungen in der Beschaffenheit des Blutes und der Gewebsflüssigkeiten, theils äussere Reize, Eindrücke auf die Endigungen der Sinnesnerven, kennen gelernt. Wo es sich aber um die Aufgabe handelt, Reize von gegebener Stärke und Dauer auf die Nervenelemente wirken zu lassen, da können in der Regel die natürlichen inneren und äussern Reize, da sich dieselben unserer experimentellen Beherrschung fast ganz entziehen, nicht zur Anwendung kommen. Wir benützen also künstliche Reize, am häufigsten elektrische Ströme und Stromstösse, welche sich ebensowohl durch die Leichtigkeit, mit der sie das Moleculargleich-

gewicht der Nervenelemente erschüttern, wie durch die grosse Genauigkeit, mit der sich ihre Einwirkungsweise bestimmen lässt, besonders empfehlen. Viel seltener wenden wir mechanische Stösse, Wärmeschwankungen oder schnell einwirkende chemische Mischungsänderungen an, Reizmittel, die in beiden Beziehungen weit unter dem elektrischen Strome stehen. Auch die Anwendungsweise der Reize ist meist eine künstliche, da wir sie selten auf die Endorgane der Sinnesnerven, niemals auf centrale Ganglienzellen, die natürlichen Angriffspunkte der innern Reize, sondern in der Regel direct auf peripherische Nerven einwirken lassen, weil diese sich am einfachsten und gleichförmigsten gegenüber dem Reize verhalten. Die Vorgänge in den Nervenfasern zergliedern wir, indem wir den der Untersuchung zugänglichsten peripherischen Erfolg der Nervenreizung, die Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven, zum Mass der innern Vorgänge nehmen. Zur Erforschung der Veränderungen in den Ganglienzellen benutzen wir den einfachsten einer äusseren Messung zugänglichen Vorgang, den die Reizung eines centralwärts verlaufenden Nervenfadens im Centralorgane auslöst, die Reflexzuckung. In beiden Fällen kann übrigens die Untersuchung dadurch vervollständigt werden, dass man auch andere einfache Effecte der Reizung vergleichend prüft, um auf diese Weise die besonderen Bedingungen auszuschliessen, welche die specielle Verbindungsweise der gereizten Nervenfaser mit sich führt. So wird neben der Muskelzuckung die Empfindung nach Reizung eines sensibeln Nerven untersucht; neben der Reflexzuckung werden andere Fälle, in denen die Reizung Ganglienzellen durchwandern muss, ehe sie einen Bewegungseffect auslöst, herbeigezogen, wohin namentlich die Einflüsse gehören, welche peripherische Ganglien, z. B. diejenigen des Herzens, auf die ihnen zugeleiteten Vorgänge motorischer Innervation ausüben.

Was wir Reizung oder Erregung nennen, ist nur der unbekannte Bewegungsvorgang, welcher in den Nervenelementen durch Reize hervorgerufen wird. Die Aufgabe einer physiologischen Mechanik der Nervensubstanz ist es, die durch die Erfahrung festgestellten Gesetze der Reizung auf die allgemeinen Gesetze der Mechanik zurückzuführen. Zu diesem Zweck müssen wir vor allem an denjenigen Hauptsatz der Mechanik erinnern, welcher den Zusammenhang aller Bewegungsvorgänge beherrscht: es ist dies der Satz von der Erhaltung der Arbeit.

Unter Arbeit versteht man jede Wirkung, welche die Lage ponderabler Massen im Raume ändert. Die Grösse einer Arbeit wird daher mittelst der Lageänderung gemessen, welche ein Gewicht von bestimmter Grösse durch dieselbe erfahren kann. Durch Licht, Wärme, Elektricität, Magnetismus können schwere Körper ihren Ort verändern. Nun sind aber,

wie, wir annehmen, jene sogenannten Naturkräfte nur Formen der Bewegung. Die verschiedensten Arten von Bewegung können also Arbeit vollbringen. Hierbei wird die Arbeit stets auf Kosten der Bewegung geleistet. Die Wärme des Dampfes z. B. besteht in grossentheils geradlinigen, vielfach sich störenden Bewegungen der Dampftheilchen. Sobald der Dampf Arbeit vollbringt, indem er etwa den Kolben einer Maschine bewegt, verschwindet ein entsprechendes Quantum jener Bewegungen. Man drückt sich hier häufig so aus: es sei eine gewisse Menge Wärme in eine äquivalente Menge mechanischer Arbeit übergegangen. Genauer gesprochen ist aber ein Theil der unregelmässigen Bewegungen der Dampftheilchen verbraucht worden, um eine grössere ponderable Masse in Bewegung zu setzen. Es ist also nur die eine Form der Bewegung in eine andere übergegangen, und die entstandene Arbeit, gemessen durch das Product des bewegten Gewichtes in die zurückgelegte Wegstrecke, ist genau gleich einer Summe kleiner Arbeitsgrössen, welche durch die Producte der Gewichte einer Anzahl Dampftheilchen in die von ihnen zurückgelegten Weglängen gemessen werden könnten, und welche verschwunden sind, während die äussere Arbeit vollbracht wurde. Ein Theil der Moleculararbeit der Dampftheilchen ist also in die mechanische Arbeit des Kolbens übergegangen. Wenn wir bei der Reibung, Zusammendrückung der Körper mechanische Arbeit verschwinden und dafür Wärme auftreten sehen, so wird hierbei umgekehrt mechanische Arbeit in eine ihr entsprechende Menge von Moleculararbeit umgewandelt. Nicht in allen Fällen, wo Wärme latent wird, entsteht übrigens mechanische Arbeit im gewöhnlichen Sinne. Sehr häufig wird die Wärme nur dazu verwandt, um die Theilchen der erwärmten Körper selbst in neue Lagen überzuführen. Bekanntlich dehnen alle Körper, am meisten die Gase, weniger die Flüssigkeiten und festen Körper, unter dem Einfluss der Wärme sich aus. Auch in diesem Fall verschwindet Moleculararbeit. Aehnlich wie die letztere im Beispiel der Dampfmaschine benutzt wird, um den Kolben zu bewegen, so wird sie hier zur Distanzänderung der Molecüle verbraucht. Die so geleistete Arbeit hat man als Disgregationsarbeit bezeichnet. Auch sie wird wieder in Moleculararbeit verwandelt, wenn die Theilchen in ihre früheren Lagen zurückkehren. Allgemein also kann Moleculararbeit entweder in mechanische Leistung oder in Disgregationsarbeit, und können hinwiederum diese beiden in Moleculararbeit übergehen. Die Summe dieser drei Formen von Arbeit aber bleibt unverändert. Dies ist das Princip, welches man den Satz von der Erhaltung der Arbeit nennt.

Aehnlich wie auf die Wärme, die verbreitetste und allgemeinste Form der Bewegung, findet der Satz von der Erhaltung der Arbeit auf andere Arten der Bewegung seine Anwendung. Dabei wird nur das eine

Glied in der Kette der drei in einander übergehenden Bewegungen, die Beschaffenheit der Moleculararbeit, geändert. So kann z. B. durch Elektricität ebenso wie durch Wärme Disgregationsarbeit und mechanische Arbeit hervorgebracht werden, aber die Art der Bewegung, welche wir Elektricität nennen, ist jedenfalls eine andere, obzwar sie ihrer näheren Natur nach noch unbekannt ist. Es gibt also verschiedene Arten von Moleculararbeit, es gibt aber im Grunde nur *eine* Disgregationsarbeit und nur *eine* Form der mechanischen Arbeit. Disgregation nennen wir stets die bleibenden Distanzänderungen der Molecüle, aus welcher Ursache dieselben auch eintreten mögen. Wenn wir die blosse Volumzunahme der Körper von der Aenderung des Aggregatzustandes und diese wieder von der chemischen Zersetzung, der *Dissociation*, unterscheiden, so handelt es sich dabei eigentlich nur um Grade der Disgregation. Ebenso besteht die mechanische Arbeit überall in der Ortsveränderung ponderabler Massen. Die verschiedenen Formen von Molecularbewegung können aber unter Umständen auch *in einander* transformirt werden. So kann z. B. ein gewisses Quantum elektrischer Arbeit gleichzeitig in Wärme, Disgregation und mechanische Arbeit übergehen, und ein gewisses Quantum der letzteren kann bei der Reibung Elektricität, Wärme und Disgregation erzeugen. In allen diesen Fällen bleibt die Summe der Arbeit constant.

Unter den Formen der Arbeit, die wir unterscheiden, pflegt man die *mechanische Arbeit* als gemeinsames Mass für alle andern zu benutzen, weil sie am unmittelbarsten durch Messungen bestimmt werden kann. Auf die übrigen Formen wird dieses Mass mit Hülfe des Satzes von der Erhaltung der Arbeit angewandt, nach welchem ein gegebenes Quantum Molecular- oder Disgregationsarbeit der mechanischen Arbeit, in die sie übergeht, oder aus der sie entsteht, äquivalent sein muss. Bei der mechanischen Arbeit kann ein Gewicht bald der Schwere entgegen gehoben, bald durch seine eigene Schwere bewegt, bald unter Ueberwindung von Reibung gefördert werden u. s. w. Bei der Reibung geht der zur Ueberwindung derselben erforderliche Theil der mechanischen Arbeit in Wärme über. Wird dagegen ein Gewicht gehoben, so wird die zur Hebung aufgewandte Arbeit gleichsam in ihm angehäuft, da es dieselbe nachher durch das Herabfallen von der nämlichen Höhe wieder an andere Körper übertragen kann. Die Disgregation verhält sich in dieser Beziehung ähnlich wie das gehobene Gewicht: zu ihrer Erzeugung wird eine gewisse Menge Moleculararbeit, meistens in der Gestalt von Wärme, verbraucht, die wieder entstehen muss, sobald die Disgregation aufgehoben wird. Nun bleibt ein gehobenes Gewicht so lange im gehobenen Zustande, als durch irgend eine andere Arbeit, z. B. durch die Wärmebewegung ausgedehnten Dampfes, durch die Oscillationen der Molecüle eines Seils, an

welchem man das Gewicht aufgehängt hat, seiner Schwere das Gleichgewicht gehalten wird. Ebenso bleibt die Disgregation der Molecüle eines Körpers so lange bestehen, als durch irgend eine innere Arbeit, z. B. durch Wärmeschwingungen, ihre Wiedervereinigung gehindert wird. Zwischen dem Momente, in welchem die Hebung des Gewichtes oder die Disgregation der Molecüle vor sich ging, und demjenigen, wo durch den Fall des Gewichtes oder die Vereinigung der Molecüle die zu jenem Geschäft erforderliche Arbeit wieder erzeugt wird, kann also während einer kürzeren oder längeren Zeit ein stationärer Zustand bestehen, in welchem gerade so viel innere Arbeit fortwährend verrichtet wird, als zur Erhaltung des Gleichgewichts erforderlich ist, so dass in dem vorhandenen Zustand, in der Lage der Körper und Molecüle, in der Temperatur, der elektrischen Vertheilung, sich nichts ändert. Erst in dem Moment, wo durch eine Störung dieses Gleichgewichtszustandes das Gewicht fällt oder die Molecüle sich nähern, treten auch wieder Transformationen der Arbeit ein: die mechanische oder Disgregationsarbeit wird zunächst in Moleculararbeit, in der Regel in Wärme, umgewandelt, diese kann theilweise abermals in mechanische Leistung oder in Disgregation der Molecüle übergehen, so lange bis durch irgend welche Umstände ein stationärer Zustand wieder eintritt. Insofern nun in einem gehobenen Gewicht oder in disgregirten Molecülen eine gewisse Summe von Arbeit disponibel ist, welche in dem Moment frei werden kann, wo der Gleichgewichtszustand, der das Fallen des Gewichts oder die Verbindung der Molecüle hindert, aufhört, lässt sich jedes gehobene Gewicht und jede Disgregation auch als *vorräthige* Arbeit betrachten. Der Arbeitsvorrath ist aber natürlich genau so gross als diejenige Arbeit war, welche die Hebung oder Disgregation bewirkt hat, und als diejenige Arbeit sein wird, welche beim Fallen oder bei der Aggregation wieder zum Vorschein kommen kann. Der Satz von der Erhaltung der Arbeit lässt sich daher auch so ausdrücken: *die Summe der wirklichen Arbeit und des Arbeitsvorrathes bleibt unverändert.* Es ist übrigens klar, dass dies nur ein besonderer Ausdruck ist für den Satz von der Erhaltung der Summe aller Arbeit, weil man unter Arbeitsvorrath nur eine durch wirkliche Arbeit herbeigeführte Gewichtshebung oder Disgregation versteht, welche durch einen stationären Bewegungszustand erhalten bleibt. Wäre es uns möglich die kleinsten oscillirenden Bewegungen der Atome ebenso wie die Bewegungen der Körper und ihre bleibenden Molecularveränderungen zu beobachten, so würden wir ohne Zweifel den Satz strenge richtig finden, dass alle *wirkliche* Arbeit constant sei. Wo sich aber fortwährend die Massetheilchen durchschnittlich um die nämlichen Gleichgewichtslagen bewegen, da scheint uns die Materie ruhend. Wir nennen daher diejenige Arbeit, die in einem

stationären Zustande gleichsam im verborgenen gethan wird, vorräthige Arbeit. Statt dessen können wir sie auch als innere Moleculararbeit bezeichnen und davon diejenige Arbeit der Molecüle, welche entsteht, wenn der Gleichgewichtszustand der Temperatur, der elektrischen Vertheilung sich ändert, als äussere Moleculararbeit unterscheiden.

Fortwährend wechseln stationäre Zustände mit Veränderungen. Die Natur bietet daher ein unaufhörliches Schauspiel des Uebergangs vorräthiger in wirkliche, wirklicher in vorräthige Arbeit. Wir wollen hier, als unsern Zwecken zunächstliegend, nur auf die Beispiele hinweisen, welche die Disgregation und ihre Umkehr in dieser Beziehung darbieten. Die verschiedenen Aggregatzustände beruhen. wie man annimmt, auf verschiedenen Bewegungszuständen der Molecüle. In den Gasen fliehen sich diese und bewegen sich daher so lange geradlinig weiter, bis sie auf eine Wand oder auf andere Molecüle treffen, an denen sie zurückprallen. In den Flüssigkeiten oscilliren wahrscheinlich die Molecüle um bewegliche, in den festen Körpern um feste Gleichgewichtslagen. Um nun z. B. eine Flüssigkeit in Gas umzuwandeln, muss die Arbeit der Moleküle vergrössert werden. Dies geschieht, indem man ihnen Wärme zuführt. So lange nur die Moleculararbeit der Flüssigkeiten wächst, nimmt einfach die Temperatur derselben zu. Gestattet man aber gleichzeitig der Flüssigkeit sich auszudehnen, so geht ausserdem ein Theil der Moleculararbeit in Disgregation über. Lässt man endlich durch steigende Wärmezufuhr die Disgregation so weit gehen, dass die Flüssigkeitstheilchen aus den Sphären ihrer gegenseitigen Anziehung gerathen, so entsteht, indem die Flüssigkeit in Gas oder Dampf übergeht, plötzlich ein neuer Gleichgewichtszustand, zu dessen Herstellung eine grosse Menge von Moleculararbeit d. h. Wärme verbraucht wird. Entzieht man dem Dampf wieder Wärme, vermindert man also dessen innere Arbeit, so wird umgekehrt ein Punkt erreicht, wo die mittleren Entfernungen der Molecüle so klein werden, dass sie wieder in die Sphäre ihrer wechselseitigen Anziehung kommen; bei dem Eintritt dieses ursprünglichen Gleichgewichtszustandes muss in Folge der wirksam werdenden Anziehungskräfte Moleculararbeit entstehen, d. h. Wärme frei werden, und zwar ist die im letzteren Fall entstehende Wärmemenge ebenso gross, wie diejenige, welche im ersten Falle verschwunden war.

Im wesentlichen ähnlich verhält es sich mit der Lösung und Schliessung chemischer Verbindungen. In jedem Körper kann man neben dem physikalischen einen chemischen Gleichgewichtszustand unterscheiden. Jedes Molecül im physikalischen Sinne besteht nämlich aus einer Mehrheit von chemischen Molecülen oder, wie man die nicht weiter zerlegbaren chemischen Molecüle auch nennt, von Atomen. Wie nun die Molecüle je nach dem Aggregatzustand des betreffenden Körpers in verschiedenen Bewegungs-

zuständen sich befinden können, so die Atome je nach der Beschaffenheit der chemischen Verbindung. Die neuere Chemie betrachtet alle Körper als Verbindungen; in chemisch einfachen Körpern sieht sie Verbindungen gleichartiger Atome. Das Wasserstoffgas ist hiernach ebenso gut eine chemische Verbindung wie die Salzsäure, in jenem sind je zwei Atome Wasserstoff mit einander (*H. H*), in dieser ist je ein Atom Wasserstoff mit einem Chlor verbunden (*H. Cl*). Aber auch hier gilt die scheinbare Ruhe der Materie nur als ein stationärer Bewegungszustand. Die chemischen Atome einer Verbindung oscilliren, wie man annimmt, um mehr oder weniger feste Gleichgewichtslagen. Auf die Art dieser Bewegung ist zugleich der physikalische Aggregatzustand von wesentlichem Einflusse. In Gasen und Flüssigkeiten nämlich nehmen in der Regel auch die chemischen Atome einen freieren Bewegungszustand an, indem hier und da solche aus ihren Verbindungen losgerissen werden, um sich dann alsbald wieder mit andern ebenfalls frei gewordenen Atomen zu verbinden. In der gasförmigen oder flüssigen Salzsäure z. B. ist zwar die durchschnittliche Zusammensetzung aller chemischen Molecüle = HCl, dies hindert aber nicht, dass fortwährend einzelne Atome H und Cl sich vorübergehend in freiem Zustande befinden, aus dem sie stets sogleich wieder durch chemische Anziehungen in den gebundenen Zustand zurückkehren. Auf diese Weise erklärt sich befriedigend die leichtere Zersetzbarkeit, welche Gase und Flüssigkeiten der Wärme, Elektricität und andern chemischen Verbindungen gegenüber darbieten [1]). In der Aggregation der chemischen Molecüle finden sich nun analoge Unterschiede, wie sie dem physikalischen Aggregatzustande zu Grunde liegen. Es gibt losere und festere chemische Verbindungen. Dort sind die Anziehungen, vermöge deren die Theilchen um gewisse Gleichgewichtslagen schwingen, schwächer, hier sind sie stärker. Diese Unterschiede der chemischen Aggregation sind natürlich von der physikalischen ganz unabhängig, da die physikalischen Molecüle immer schon chemische Aggregate sind: es können daher sehr feste Verbindungen im gasförmigen und sehr lose im festen Aggregatzustande vorkommen. Im allgemeinen gehören die Verbindungen gleichartiger Atome, also die chemisch einfachen Körper, zu den loseren Verbindungen, indem die meisten, einige Metalle abgerechnet, ziemlich leicht getrennt werden, um sich mit ungleichartigen Atomen zu verbinden. Anderseits verhalten sich die sehr zusammengesetzten Verbindungen wieder ähnlich, welche leicht in einfachere Verbindungen zerfallen. Hierher gehören die meisten sogenannten organischen Verbindungen. Feste chemische Verbindungen sind sonach vorzugsweise

1) Clausius, Abhandlungen zur mechanischen Wärmetheorie, II, S. 214. Braunschweig 1867.

unter den einfacheren Verbindungen ungleichartiger Atome zu finden. So z. B. sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, viele Metalloxyde und unorganische Säuren schwer zerlegbare Verbindungen. Wie nun die verschiedenen Aggregatzustände in einander umgewandelt werden können, so können auch losere Verbindungen in festere übergehen und umgekehrt. Es gibt keine noch so feste Verbindung, welche nicht, wie St. Claire Deville nachgewiesen hat, durch Zufuhr bedeutender Wärmemengen Dissociation erfahren könnte. Wie bei der Umwandlung einer Flüssigkeit in Gas, so verschwindet auch hier eine gewisse Menge innerer Arbeit der Wärme, um in Dissociationsarbeit überzugehen. Ist die Dissociation geschehen, so befinden sich nun die Atome in einem neuen Gleichgewichtszustande. Bei der Dissociation von Wasser sind statt der festen Verbindung H_2 O die loseren Verbindungen $H. H$ und $O. O$ entstanden, in denen die Schwingungszustände der Atome in ähnlicher Weise sich von denjenigen der festen Verbindung $H_2 O$ unterscheiden werden wie etwa die Schwingungszustände der Molecüle des Wasserdampfs und des Wassers: d. h. die Atome jener losen Verbindungen werden im ganzen weitere Bahnen beschreiben und desshalb mehr innere Moleculararbeit verrichten. Eben um ihnen diese zuzuführen ist Wärme erforderlich. Die so zur Dissociation aufgewandte Arbeit ist aber zugleich als vorräthige Arbeit vorhanden, weil, sobald der neue Gleichgewichtszustand der getrennten Molecüle gestört wird, sie sich verbinden können, wobei die zur Dissociation aufgewandte Arbeit wieder als Wärme zum Vorschein kommt. Zugleich sind dabei die chemischen Molecüle in ihren früheren Gleichgewichtszustand übergegangen, in welchem die stationäre Arbeit, die sie bei den Bewegungen um ihre Gleichgewichtslagen verrichten, um den Betrag der beim Act der Verbindung freigewordenen inneren Arbeit vermindert ist. So gleichen demnach die bei der Verbindung und Dissociation auftretenden Erscheinungen vollkommen denjenigen, welche beim Wechsel der Aggregatzustände beobachtet werden, mit dem einzigen Unterschied, dass zur Dissociation im allgemeinen viel bedeutendere Arbeitsmengen erforderlich sind als zur Disgregation, und dass daher auch der Austausch zwischen vorräthiger und wirklicher Arbeit dort viel bedeutendere Werthe erreicht.

Die lebenden Wesen nehmen durch die Regelmässigkeit, mit der in ihnen die Schliessung und Lösung chemischer Verbindungen vor sich gehen, an dem fortwährenden Wechsel vorräthiger und wirklicher, innerer und äusserer Arbeit einen bemerkenswerthen Antheil. In den Pflanzen vollzieht sich eine Dissociation fester Verbindungen. Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, die Salpetersäure und Schwefelsäure der Nitrate und Sulfate werden von ihnen aufgenommen und in losere Verbindungen, wie Holzfaser, Stärke, Zucker, Eiweissstoffe u. s. w., zerlegt, in denen sich eine

grosse Menge vorräthiger Arbeit anhäuft, während gleichzeitig Sauerstoff ausgeschieden wird. In den Thieren werden jene von der Pflanze erzeugten Verbindungen unter Aufnahme atmosphärischen Sauerstoffs, also durch einen Verbrennungsprocess, wieder in die festeren Verbindungen umgewandelt, aus denen die Pflanze dieselben geschaffen hatte, während gleichzeitig die in den organischen Verbindungen angehäufte vorräthige Arbeit in wirkliche Arbeit, theils in Wärme theils in äussere Arbeit der Muskeln, übergeht. Die Stätte, von welcher aus alle diese Arbeitsleistungen der Thiere beherrscht werden, ist das Nervensystem. Es hält jene Functionen im Gang, welche die Verbrennungen bewirken, es regulirt die Vertheilung und Ausstrahlung der Wärme, es bestimmt die Muskeln zu ihrer Arbeit. Vielfach, und namentlich in dem letzteren Fall, stehen zwar die von dem Nervensystem ausgehenden Wirkungen selbst unter dem Einflusse äusserer Bewegungen, nämlich der Sinneseindrücke. Aber die eigentliche Quelle seiner Leistungen liegt nicht in diesen, sondern in den chemischen Verbindungen, aus welchen sich die Nervenmasse zusammensetzt, und welche in wenig veränderter Form der Werkstätte der Pflanze entnommen sind. In ihnen ist die vorräthige Arbeit angehäuft, die sich unter dem Einfluss äusserer Eindrücke in wirkliche umsetzt.

Die Verbindungen, aus denen die Nervenmasse besteht, befinden sich, so lange nicht Reizungsvorgänge verändernd einwirken, annähernd in jenem stationären Zustande, der nach aussen als vollkommene Ruhe erscheint. Diese Ruhe ist aber nur eine scheinbare, wie in allen Fällen, wo es sich um stationäre Bewegungszustände handelt. Die Atome jener complexen Verbindungen sind in fortwährenden Bewegungen, da und dort gerathen sie aus den Wirkungssphären der Atome, mit denen sie bisher verbunden waren, hinaus und in die Wirkungssphären anderer, gleichfalls frei gewordener Atome hinein. Fortwährend wechseln also in einer solchen leicht zersetzbaren Flüssigkeit, wie sie die Nervenmasse bildet, Schliessung und Lösung chemischer Verbindungen, und die Masse erscheint nur desshalb stationär, weil sich durchschnittlich ebenso viele Zersetzungen als Verbindungen vollziehen. Im vorliegenden Beispiele ist dies aber nicht einmal strenge richtig: der Zustand der Nervenelemente ist auch während ihrer Ruhe kein vollkommen stationärer. Bei so complexen Verbindungen ereignet es sich nämlich stets, dass die aus ihren bisherigen Wirkungssphären losgerissenen Atome theilweise nicht in dieselben oder ähnliche Verbindungen wieder eintreten, aus denen sie ausgeschieden waren, sondern dass einige unter ihnen sich zu einfacheren und festeren Verbindungen vereinigen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Selbstzersetzung. Im lebenden Organismus werden die von der Selbstzersetzung herrührenden Störungen des Gleichgewichts ausgeglichen, indem fortwährend die Zer-

setzungsproducte entfernt und dafür von neuem Materialien für die Erneuerung der Gewebsbestandtheile zugeführt werden. Wir können desshalb die Sache so ansehen, als wenn die ruhende Nervensubstanz in Wahrheit eine Flüssigkeit in stationärem Bewegungszustande wäre. In einer solchen Flüssigkeit wird keine Arbeit nach aussen frei, sondern die von den einzelnen Atomen erzeugten Arbeitswerthe vernichten sich immer gegenseitig wieder. Diese Vernichtung geschieht zu einem grossen Theil schon innerhalb der complexen chemischen Molecüle. Indem nämlich die Atome jedes Molecüls um ihre Gleichgewichtslagen oscilliren, verrichtet jedes eine gewisse Arbeit, die aber durch die Gegenwirkung anderer Atome wieder compensirt und so ausserhalb des Molecüls gar nicht merkbar wird. Diese innere Moleculararbeit ist es, die bei einer losen chemischen Verbindung wegen der ausgiebigeren Bewegungen ihrer Atome viel bedeutender ist als bei einer festen chemischen Verbindung, sie ist es daher, welche vorräthige Arbeit repräsentirt, insofern bei einer Störung des seitherigen Gleichgewichtszustandes die losere in eine festere Verbindung übergehen kann, wo dann der in der ersteren enthaltene Mehrbetrag innerer zu äusserer Moleculararbeit wird. Theilweise findet aber die Herstellung des Gleichgewichts erst ausserhalb der chemischen Molecüle statt. Indem nämlich fortwährend Atome aus loseren in festere Verbindungen eintreten, muss Arbeit entstehen; indem anderseits Atome aus loseren in festere Verbindungen übergeführt werden, muss hinwiederum Arbeit verschwinden, und zwar ist es in beiden Fällen äussere Moleculararbeit, also im allgemeinen Wärme, welche erzeugt und wieder verbraucht wird. Nennen wir die beim Entstehen der festeren Verbindung zum Vorschein kommende Arbeit positive Moleculararbeit, so lässt sich die bei der Eingehung der loseren Verbindung verschwindende als negative bezeichnen. Die Bedingung für das wirkliche Gleichgewicht einer zersetzbaren Flüssigkeit wie die Nervenmasse wäre also die, dass die innere Moleculararbeit oder der Arbeitsvorrath unverändert bleibt, dadurch dass die Mengen positiver und negativer äusserer Moleculararbeit fortwährend sich ausgleichen, oder, wie wir es auch ausdrücken können: die innere Moleculararbeit muss constant bleiben, indem alles was von derselben in äussere Moleculararbeit übergeht wieder durch Rückverwandlung in innere Moleculararbeit ersetzt wird. Diese Bedingung ist allerdings, wie schon bemerkt, immer nur annähernd erfüllt, indem in Wahrheit der Betrag der positiven äusseren Moleculararbeit stets etwas überwiegt; wir können aber von dieser unbedeutenden Störung in Folge der Selbstzersetzung hier absehen, und fragen uns demnach: welche Veränderungen treten in jenem stationären Zustande des Nerven ein, wenn sich der Vorgang der Reizung entwickelt?

2. Verlauf der Reizungsvorgänge in der Nervenfaser.

Die einfachste Erscheinung, welche über die Natur der Reizungsvorgänge im Nerven Aufschluss zu geben vermag, ist der Eintritt und Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven. Die Fig. 66 zeigt einen solchen Verlauf, wie er vom Wadenmuskel eines Frosches mittelst einer an ihm befestigten Hebelvorrichtung unmittelbar auf eine rasch bewegte berusste Glasplatte aufgezeichnet wurde. Der verticale Strich zur Linken bezeichnet den Moment der Reizung des Nerven. Die so erhaltene Curve lehrt, dass der Beginn der Zuckung merklich später eintritt als die Reizung, und dass dann die Contraction anfangs mit beschleunigter, später mit abnehmender Geschwindigkeit ansteigt, worauf in ähnlicher Weise allmälig die Wiederverlängerung erfolgt. War der Reiz momentan, so ist die ganze Zuckung meist in 0,08—0,1 Sec. vollendet, und davon kommt, falls der Nerv unmittelbar über dem Muskel oder seine Ausbreitung im Muskel selbst gereizt wurde, etwa 0,01 Sec. auf die zwischen dem Reiz und der beginnenden Zuckung verfliessende



Fig. 66.

Zeit, welche man das Stadium der latenten Reizung zu nennen pflegt. Diese Erfahrung macht es wahrscheinlich, dass der Bewegungsvorgang im Nerven ein ziemlich langsamer ist. Aber da hierbei zunächst unbestimmt bleibt, wie viel von dieser Langsamkeit der Vorgänge auf die Trägheit der Muskelsubstanz zu beziehen sei, so ist das gewonnene Ergebniss nicht von entscheidendem Werthe.

Näher tritt man schon der Bewegung im Nerven selbst, wenn man diesen an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge reizt, einmal entfernt von dem Muskel, das zweite Mal demselben möglichst nahe, und zugleich den Versuch so einrichtet, dass der Zeitpunkt der Reizung jedes Mal dem nämlichen Punkt jener Abscissenlinie entspricht, auf welcher sich die Zuckungscurve erhebt. Man bemerkt dann, wenn der Reiz in beiden Fällen die gleiche Intensität besitzt, und vorausgesetzt dass der Nerv sich in möglichst unverändertem Zustande befindet, einen doppelten Unterschied der beiden Curven. Erstens nämlich fängt, wie Helmholtz entdeckte, die dem entfernteren Reiz entsprechende Zuckungscurve später an, das Stadium ihrer latenten Reizung ist grösser, und zweitens ist, wie zuerst Pflüger fand, die weiter oben ausgelöste Zuckung die stärkere, sie ist höher und, wie ich hinzufügen muss, von längerer Dauer. Will man also zwei gleich

hohe Zuckungen hervorbringen, so muss für die vom Muskel entferntere Nervenstelle ein etwas schwächerer Reiz gewählt werden; auch dann pflegt übrigens noch die entsprechende Zuckung eine etwas längere Zeit zu beanspruchen, vorausgesetzt dass man die Untersuchung am lebenden Thier vornimmt. Die beiden Zuckungen unterscheiden sich also nun so wie es die Fig. 67 zeigt: die kleine Strecke zwischen dem Anfang der Zuckungen entspricht offenbar der Zeit, welche die Erregung braucht, um sich von der oberen zur unteren Reizungsstelle fortzupflanzen, die höher oben ausgelöste Zuckung erreicht aber, obgleich sie in diesem Fall schon durch einen schwächeren Reiz erregt wurde, noch später die Abscissenlinie, als ihrem verspäteten Eintritt entspricht. So ergibt sich denn aus diesen Versuchen erstens, dass der Bewegungsvorgang der Reizung ein äusserst langsamer ist, — er berechnet sich für den Froschnerven bei gewöhnlicher Sommertemperatur zu 26, für den Nerven des Warmblüters bei der normalen Eigenwärme desselben zu 32 Meter in der Secunde, — und zweitens, dass bei demselben wahrscheinlich keine einfache Uebertragung und Fortpflanzung der äussern Reizbewegung stattfindet, sondern dass in



Fig. 67.

dem Nerven selbst von einem Punkte zum andern Bewegungsvorgänge ausgelöst werden. Auf letzteres scheint namentlich die ganz constante und am augenfälligsten an den undurchschnittenen Nerven lebender Thiere zu beobachtende Verlängerung der Zuckungen mit zunehmender Entfernung vom Muskel hinzuweisen [1].

1) Vgl. meine Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren Abth. I, Erlangen 1871, S. 177. Die von PFLÜGER (Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, S. 140) beobachtete Zunahme der Zuckungshöhe mit der Entfernung vom Muskel ist von vielen Physiologen nach dem Vorgange von HEIDENHAIN (Studien des physiol. Instituts zu Breslau, I, S. 1) auf die Wirkung des Querschnitts oder bei Erhaltung des Zusammenhangs mit dem Rückenmark auf das ungleichmässige Absterben des Nerven zurückgeführt und demnach für den lebenden Nerven eine gleiche Erregbarkeit aller Punkte seiner Länge angenommen worden. Ich habe jedoch, ebenso wie in neuerer Zeit TIEGEL (PFLÜGER's Archiv Bd. 13, S. 598), die grössere Erregbarkeit der von dem Muskel entfernteren Strecken auch beim lebenden Thier, bei welchem der Blutlauf erhalten war, constatirt, und insbesondere fand ich, dass die von mir beobachtete Verlängerung der Zuckung mit Vergrösserung der Nervenstrecke vorzugsweise deutlich am lebenden Nerven zu finden ist, wesshalb sie früheren Beobachtern, die nur an ausgeschnittenen Froschschenkeln experimentirten, gänzlich entging. Dass man an sensibeln Nerven entsprechende Verschiedenheiten der Erregbarkeit nicht aufzufinden vermochte (vgl. hierüber RUTHERFORD, Journ. anat. and physiol. V, p. 329), kann bei der viel grösseren Veränderlichkeit der Schmerzäusserungen und der Reflexerregungen kaum als ein zureichender Einwand gelten.

Auch diese Resultate gestatten aber noch keinen Einblick in die eigentliche Mechanik der Reizungserscheinungen. Um einen solchen zu gewinnen, müssen wir uns über den Zustand des Nerven in jedem Moment der auf die Reizung folgenden Zeit Aufschluss verschaffen. Dies ist nur möglich, indem man in jedem Moment der Reizungsperiode das Verhalten des Nerven gegen einen andern, prüfenden Reiz von constanter Grösse untersucht. Auch hier ist natürlich, ebenso wie bei der einfachen Muskelzuckung, die Trägheit der Muskelsubstanz von mitbestimmendem Einflusse, aber derselbe wird, ähnlich wie bei den Versuchen über die Fortpflanzung der Reizung, dadurch eliminirt, dass in solchen Fällen, wo die von der Muskelsubstanz herrührenden Einflüsse constant bleiben, die beobachteten Veränderungen nur von veränderten Bedingungen der Reizung im Nerven herrühren können.

Bei jedem Reizungsvorgange machen sich nun in der Nervenfaser zwei einander entgegengesetzte Wirkungen geltend, solche, die auf die Erzeugung äusserer Arbeit (Muskelzuckung, Secretion, Reizung von Ganglienzellen) gerichtet sind, und andere, welche die frei werdende Arbeit wieder zu binden streben. Die ersteren wollen wir die erregenden, die andern die hemmenden Wirkungen nennen. Der ganze Verlauf der Reizung ist von den in jedem Zeitmoment wechselnden Wirkungen der Erregung und Hemmung abhängig. Um durch den Prüfungsreiz nachzuweisen, welcher dieser Vorgänge, ob Erregung, ob Hemmung, im Uebergewicht sei, kann man entweder Reizungsvorgänge untersuchen, welche hinreichend schwach sind, dass sie an und für sich keine Muskelzuckung auslösen, oder es muss, so lange die Muskelcontraction abläuft, der Einfluss der letzteren eliminirt werden. Dies geschieht, indem man in solchen Fällen, wo es sich um den Nachweis gesteigerter Reizbarkeit handelt, den Muskel überlastet, d. h. mit einem so bedeutenden Gewichte beschwert, dass sowohl die ursprüngliche wie die durch den Prüfungsreiz für sich ausgelöste Zuckung unterdrückt wird, so dass höchstens noch eine minimale Zuckung möglich ist. Löst dann der Prüfungsreiz während des Ablaufs der ersten Reizung trotzdem eine überminimale Zuckung aus, so deutet dies auf eine Zunahme der erregenden Wirkungen, und für die Grösse der letzteren gibt die Höhe der Zuckung ein ungefähres Mass ab. Die Fig. 68 gibt ein Beispiel dieses Verfahrens. Der Reizungsvorgang, um dessen Untersuchung es sich handelt, ist durch die Schliessung eines constanten Stromes in aufsteigender Richtung (wobei also die positive Elektrode dem Muskel näher, die negative von ihm ferner war) hervorgerufen worden. Diese Schliessung erfolgte im Zeitmomente a. Der nicht überlastete Muskel hat in Folge der Reizung die Zuckung a' gezeichnet. Durch die nun ausgeführte Ueberlastung wurde dieselbe auf die minimale Höhe R

herabgedrückt. Als Prüfungsreiz, der den Zustand des Nerven in verschiedenen Momenten des Reizungsvorganges feststellen sollte, wurde ein Oeffnungsinductionsschlag gewählt, der eine kurze Strecke unterhalb der vom constanten Strom gereizten Nervenstrecke einwirkte. Die Zuckung, welche derselbe, so lange der Reizungsvorgang durch den constanten Strom nicht eingeleitet wurde, am überlasteten Muskel bewirkte, war ebenfalls eine minimale. Nun wurde eine Reihe von Versuchen ausgeführt, bei deren jedem, während der Muskel überlastet war, zunächst im Moment *a* der Nerv durch Schliessung des constanten Stromes gereizt und dann in einem bestimmten Moment die Auslösung des Prüfungsreizes bewerkstelligt wurde: in einem ersten Versuch geschah dies im Moment *a*, in einem zweiten in *b*, dann in *c*, *d* u. s. w. Die so durch die Prüfungsreize ausgelösten Zuckungen waren successiv *b'*, *c'*, *d'*, *e'*, *f'*, *g'*. Der Verlauf dieser Zuckungscurven zeigt deutlich, dass in dem gereizten Nerven eine Zustandsänderung eintritt, welche sich im vorliegenden Fall als gesteigerte Reizbarkeit verräth. Diese beginnt kurz nach der Reizung *a*, erreicht ein Maximum, welches ungefähr mit dem Höhepunkt der

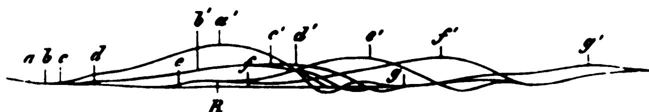


Fig. 68.

Zuckungen *a'* und *R* zusammenfällt (*e*, *e'*), und nimmt endlich allmälig wiederum ab, doch dauert sie, wie die letzte Prüfung *gg'* zeigt, erheblich länger an als die primäre Zuckung *a'* [1]).

Wo nicht, wie in dem hier gewählten Beispiel, die erregenden, sondern die hemmenden Wirkungen überwiegen, da ist natürlich der Kunstgriff der Ueberlastung nicht anwendbar, es kann dann aber aus der Grösse des vom Prüfungsreize während des Ablaufs der Zuckung hervorgebrachten Effectes leicht auf hemmende Wirkungen geschlossen werden. So lässt sich auf das Uebergewicht der Hemmungen mit Sicherheit dann schliessen, wenn der Prüfungsreiz gar keinen Effect hervorbringt, da sich, sobald die erregenden Wirkungen im Uebergewicht sind, die beiden Zuckungen verstärken. Ein derartiges Beispiel zeigt die Fig. 69 [2]). Der untersuchte Reizungsvorgang wurde hier wieder durch die Schliessung eines aufsteigenden constanten Stromes hervorgebracht, und der Prüfungsreiz war, wie vorhin, ein unter der durchflossenen Strecke einwirkender Oeffnungs-

1) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven I, S. 74.
2) Ebend. S. 72.

inductionsschlag. In den zwei nach einander ausgeführten Versuchen *A* und *B* wurde jedesmal im Moment *a* der Strom geschlossen, und im Moment *b* wirkte der Prüfungsreiz ein. Zuerst wurde in jedem Versuch die Wirkung des Stromes ohne den Prüfungsreiz und dann die Wirkung des letzteren ohne die vorausgegangene Stromesschliessung untersucht: so wurden die Zuckungen *C* und *R*, die in *A* und *B* völlig übereinstimmen, erhalten. Dann wurde, nachdem bei *a* die Schliessung erfolgt war, sogleich bei *b* der Prüfungsreiz ausgelöst. Hier stellte sich nun in den Versuchen *A* und *B* ein völlig verschiedener Effect heraus: in *A* wurde bloss eine Zuckung *C* gezeichnet, ganz so als wenn der Prüfungsreiz *R* gar nicht eingewirkt hätte (was durch $RC = 0$ angedeutet ist), in *B* fällt der Anfang der Zuckungscurve mit *C* zusammen, in einem dem Beginn der Zuckung *R* entsprechenden Momente aber erhebt sie sich über *C* so sehr, dass die Curve *RC* höher ist als die Curven *R* und *C* zusammengenommen. Aus

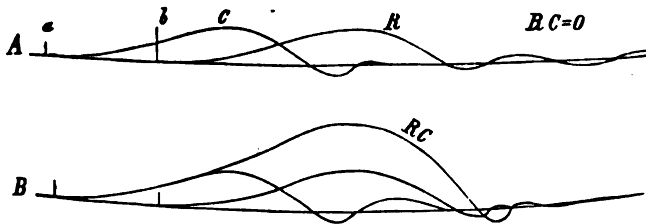


Fig. 69.

diesem Verhalten werden wir offenbar schliessen dürfen, dass in *A* während des Verlaufs der Reizung *C* eine starke Hemmung bestanden hat, während in *B* entweder erregende Wirkungen überwogen oder gar keine Veränderung der Reizbarkeit existirte. Die letztere Alternative lässt sich am sichersten entscheiden, wenn man wieder in der vorhin angegebenen Weise durch Ueberlastung die Zuckungen *C* und *R* auf null oder auf eine minimale Höhe herabdrückt. Dieses Verfahren lehrte, dass in der That im Versuch *B* die erregenden Wirkungen im Uebergewicht waren. Der Unterschied in den Versuchsbedingungen von *A* und *B* bestand nun darin, dass in *A* der Prüfungsreiz sehr nahe der vom constanten Strom gereizten Strecke angebracht wurde, während er in *B* näher dem Muskel lag. Die Versuche zeigen also, dass bei einem und demselben Reizungsvorgange an der einen Nervenstrecke die hemmenden, an der andern die erregenden Wirkungen überwogen [1].

---

1) Versuche über die Superposition zweier Zuckungen hat zuerst Helmholtz ausgeführt (Monatsber. der Berliner Akad. 1854, S. 328). Er fand, im Widerspruch mit dem oben verzeichneten Resultat, dass immer nur eine einfache Addition der Zuckun-

In allen diesen Fällen hängt es übrigens von der Art der Prüfung ab, welche der einander widerstrebenden Wirkungen, ob die erregende oder hemmende, deutlicher nachweisbar ist. Durchweg sind schwache Reize günstiger zur Nachweisung der Hemmung, stärkere zur Nachweisung der Erregung. Prüft man aber den nämlichen Reizungsvorgang abwechselnd mit schwachen und mit starken Reizen, so ergibt sich, dass bei den meisten Reizungen während des grössten Theils ihres Verlaufs sowohl die erregenden wie die hemmenden Wirkungen gesteigert sind; denn in derselben Reizungsperiode, in welcher der Effect schwacher Prüfungsreize ganz unterdrückt wird, kann der Effect starker Prüfungsreize vermehrt sein[1]).

Um für das Verhältniss, in welchem in jedem Moment der Reizungsperiode die hemmenden zu den erregenden Wirkungen stehen, ein gewisses Mass zu gewinnen, wird man hiernach am geeignetsten constant erhaltene Reize von mässiger Stärke benützen, die für Hemmung und Erregung ungefähr gleich empfindlich sind. Solche Versuche zeigen nun, dass der Reizungsvorgang, welcher sich nach Einwirkung eines momentanen Reizes,

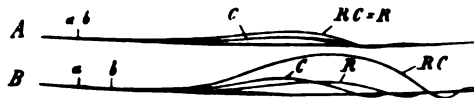


Fig. 70.

z. B. eines elektrischen Stromstosses oder einer mechanischen Erschütterung, entwickelt, folgenden Verlauf nimmt. Im Moment des Eintritts der Reizung und kurz nach demselben reagirt der Nerv gar nicht auf den schwachen Prüfungsreiz: ob der letztere einwirkt oder nicht, der Vorgang läuft in der nämlichen Form ab[2]). Lässt man also zuerst einen Reiz *R* (Fig. 70), dann einen Reiz *C* und endlich die beiden Reize *R*, *C* gleichzeitig auf die nämliche Stelle oder auf zwei von einander nicht allzuweit entfernte Stellen des Nerven einwirken, so fällt die im dritten Fall gezeichnete Zuckung *RC* genau mit der stärkeren der beiden Zuckungen *R* oder *C*, in unserm Beispiel (Fig. 70 *A*) mit *R*, zusammen. Derselbe Erfolg tritt ein, wenn man zwischen den Momenten *a*, *b* der Reizung nur eine sehr kurze Zeit verfliessen lässt. Sobald aber diese Zwischenzeit um

gen stattfinde. Das stärkere Ansteigen der Summationszuckung ist aber neuerdings auch von Kronecker und Stanley Hall constatirt worden (Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 19 f.). Wegen der verwickelten mechanischen Bedingungen, die bei der Superposition von Zuckungscurven stattfinden, kann jedoch die stattfindende Erregbarkeitszunahme nur mittelst der oben angewandten Methode der Ueberlastung erschlossen werden.

1) Mechanik der Nerven, I, S. 109 f. 2) Ebend. S. 68 und 100.

ein merkliches wächst, so übertrifft die combinirte Zuckung die beiden einfachen, und noch ehe der Zeitunterschied die gewöhnliche Zeit der latenten Reizung erreicht, kann leicht *RC* die Summe der beiden Zuckungen *R* und *C* übertreffen, namentlich wenn man sehr schwache Reize wählt, welche nur minimale Zuckungen auslösen (Fig. 70 *B*). Dieses Anwachsen der Reizbarkeit nimmt nun zu bis zu einem Zeitmoment, der ungefähr dem Höhepunkt der Zuckung entspricht, um dann einer Wiederabnahme Platz zu machen; doch ist noch eine längere Zeit nach dem Ende der Zuckung die gesteigerte Reizbarkeit nachzuweisen. Die Fig. 68 S. 243 zeigt diesen weiteren Verlauf vollständig, man sieht in derselben deutlich die grösste Prüfungszuckung mit dem Maximum der Zuckung *a'* zusammenfallen. Demnach lässt sich der zeitliche Verlauf des Reizungsvorganges im allgemeinen in drei Stadien trennen: in das Stadium der Unerregbarkeit, in das Stadium der wachsenden und in das Stadium der wiederabnehmenden Erregbarkeit.

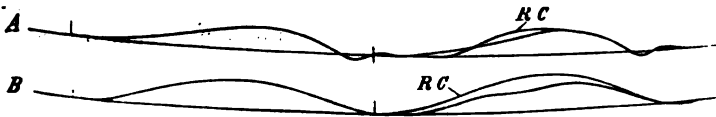


Fig. 71.

Häufig kommt es vor, dass das letztere Stadium durch eine kurze Zeitperiode unterbrochen wird, während deren plötzlich die Reizbarkeit stark abnimmt, um dann rasch abermals anzusteigen. Diese Abnahme fällt immer mit dem Ende der Zuckung zusammen, sie gibt sich wegen der Schnelligkeit, mit der sie vergeht, nur in einer vergrösserten Latenz des Prüfungsreizes zu erkennen, und sie ist regelmässig nur bei sehr leistungsfähigen Nerven anzutreffen. Sobald der Nerv ermüdet, schwindet daher diese Erscheinung. Eine solche vorübergehende Hemmung nach Ablauf der Zuckung ist in Fig. 71 *A* sichtbar. Die Zuckung links entspricht dem untersuchten Reizungsvorgang, rechts gehört die nicht bezeichnete Zuckung der einfachen Einwirkung des Prüfungsreizes an, *RC* ist die vom letzteren unter dem Einfluss der vorausgegangenen Reizung ausgelöste Zuckung. In *A* ist der Nerv im frischen, vollkommen leistungsfähigen Zustande, in *B* derselbe Nerv nach der Ermüdung durch mehrmalige Reize untersucht worden[1]).

Diese Abhängigkeit der vorübergehenden Hemmungen von der Leistungsfähigkeit der Nerven beweist zugleich, dass es sich hier nicht etwa um eine Erscheinung handelt, welche durch die Trägheit der Muskelsubstanz

1) Ebend. S. 86, 190, 200.

bedingt ist. Wäre letzteres der Fall, so könnte nicht im einen Fall nach dem Ablauf der Zuckung die Hemmung erscheinen, im andern dagegen ausbleiben, obgleich sich im Verlauf der durch die untersuchte Reizung ausgelösten Muskelcontraction nichts wesentliches geändert hat. Anders verhält es sich allerdings mit dem in den Anfang der Reizung fallenden Stadium der Unerregbarkeit. Dieses kann theilweise davon herrühren, dass der Muskel, nachdem die Reizung in ihm angelangt ist, eine gewisse Zeit braucht, um in den contrahirten Zustand überzugehen. Aber theilweise kommt die Erscheinung jedenfalls auch auf Rechnung der hemmenden Kräfte des Nerven. Der Beweis hierfür liegt darin, dass die Dauer jenes Stadiums wesentlich von der Beschaffenheit des auf den Nerven wirkenden Reizes abhängt: dasselbe ist z. B. durchweg beträchtlich verlängert bei demjenigen Erregungsvorgang, welcher zur Seite der Anode des constanten Stromes abläuft.

In Bezug auf das Verhältniss der erregenden und hemmenden Wirkungen lässt demnach der ganze Verlauf der Reizungsvorgänge folgendermassen sich darstellen. Mit dem Eintritt des Reizes beginnen im Nerven gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen. Davon überwiegen zunächst die letzteren bedeutend. Im weiteren Verlauf aber wachsen sie langsamer, während die erregenden Wirkungen schneller zunehmen. Häufig behalten diese ihr Uebergewicht bis der ganze Vorgang vollendet ist. Ist ein sehr leistungsfähiger Zustand des Nerven vorhanden, so kommen jedoch unmittelbar nach dem Ablauf der Zuckung noch einmal vorübergehend die hemmenden Wirkungen zur Geltung. Die letztere Thatsache zeigt, dass der Vorgang kein vollkommen stetiger ist, sondern dass der rasche Effect der erregenden Wirkungen, wie er bei der Zuckung stattfindet, immer eine Reaction der hemmenden Wirkungen nach sich zieht. Das Freiwerden der Erregung gleicht einer plötzlichen Entladung, wobei rasch die für dieselbe disponibeln Kräfte verbraucht werden, so dass während einer kurzen Zeit die entgegengesetzten Kräftewirkungen zum Uebergewicht gelangen. Die Fig. 72 versucht diesen Verlauf der Vorgänge graphisch zu versinnlichen. Bei $r r'$ liegt der Moment der Reizung, die Curve $a b$ stellt den Gang der erregenden, die Curve $c d$ den Gang der hemmenden Wirkungen dar. Wir nehmen an, dass schon vor der Einwirkung des Reizes erregende und hemmende Antriebe im Nerven vor-

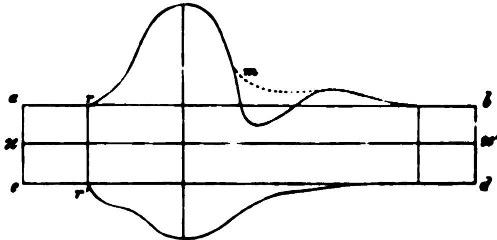


Fig. 72.

handen sind, die sich aber das Gleichgewicht halten: wir setzen sie den Ordinaten xa und xc proportional. Die Erregungscurve macht in dem Zeitmoment m, der dem Ende der Zuckung entspricht, entweder eine rasche Biegung unter die Abscissenlinie (der vorübergehenden Hemmung entsprechend), oder sie setzt (wie die unterbrochene Linie andeutet) continuirlich ihren Verlauf fort. Die Hemmungscurve zeichnet durch den raschen Fall in ihrem Anfang sich aus. Was wir Leistungsfähigkeit des Nerven nennen ist nun augenscheinlich eine gleichzeitige Function von Hemmung und Erregung. Je leistungsfähiger der Nerv ist, um so mehr sind in ihm sowohl die hemmenden wie die erregenden Kräfte gesteigert. Beim erschöpften Nerven sind beide, vorzugsweise aber die hemmenden Kräfte vermindert. Hier ist daher die Reizbarkeit grösser, die vorübergehenden Hemmungen nach Ablauf der Zuckung sind nicht mehr wahrnehmbar, der ganze Verlauf der Zuckung ist gedehnter, und diese hinterlässt noch eine längere Zeit gesteigerte Reizbarkeit. Aber die Abnahme auch der erregenden Kräfte spricht sich in der geringeren Höhe der auf stärkere Reize erfolgenden Zuckungen und in dem langsameren Eintritt der letzteren aus. Ebenso ist das Stadium der latenten Reizung von längerer Dauer, der Nerv bedarf also mehr Zeit, um die zur Auslösung der Muskelzuckung erforderlichen Kräfte zu sammeln[1]). Erscheinungen, welche denjenigen gleichen, durch welche sich der herabgesetzte Kräftezustand verräth, lassen sich durch die Einwirkung der Kälte hervorbringen, wogegen der Einfluss einer höheren Temperatur umgekehrt in Symptomen sich äussert, die dem Zustand hoher Leistungsfähigkeit ähnlich sind. Freilich besteht der Unterschied, dass die Wärmezufuhr den Kräftevorrath nicht ersetzen kann, dass also, indem durch sie während einer kurzen Zeit der Nerv zu bedeutenden Leistungsäusserungen fähig ist, nur um so rascher die inneren Kräfte desselben verbraucht werden[2]).

Einer besondern Erwähnung bedarf noch die Reizung durch den constanten galvanischen Strom. Dieser wirkt im allgemeinen sowohl bei seiner Schliessung wie bei seiner Oeffnung erregend auf den Nerven, in beiden Fällen ist aber der Reizungsvorgang im Bereich der Anode ein wesentlich anderer als im Bereich der Kathode. In der Nähe der letzteren sind bei Strömen von nicht allzu bedeutender Stärke die der Schliessung zunächst folgenden Vorgänge von derselben Beschaffenheit, wie sie nach momentanen Reizen in der ganzen Länge des Nerven gefunden werden; der einzige Unterschied besteht darin, dass die erregenden und

1) Um die beiden hier geschilderten Zustände des Nerven kurz zu bezeichnen, habe ich denjenigen, in welchem der innere Kräftevorrath herabgesetzt ist, den asthenischen, den entgegengesetzten den sthenischen Zustand genannt. (A. a. O. S. 43 und 242.)

2) Ebend. S. 208.

hemmenden Wirkungen in ermässigtem Grade fortdauern so lange der Strom geschlossen ist, indem zugleich fortwährend die Erregung im Uebergewichte bleibt. Anders verhält es sich aber in der Nähe der Anode: hier sind hemmende Kräfte von bedeutender Stärke wirksam, welche mit der Stromintensität weit rascher zunehmen als die erregenden Wirkungen, so dass bei etwas stärkeren Strömen, falls die Anode gegen den Muskel hin liegt, die an derselben stattfindende Hemmung die Fortpflanzung der an der Kathode beginnenden Erregung zum Muskel hindert. In Folge davon nimmt mit der Verstärkung des aufsteigend gerichteten Stromes die Schliessungszuckung sehr bald wieder ab und verschwindet endlich ganz. Diese anodische Hemmung beginnt an der Anode im Moment der Schliessung, sie breitet dann aber langsam und allmälig abnehmend in weitere Entfernung sich aus. Je nach der Stromstärke legt sie nämlich nur zwischen 80 und 500 Mm. in der Sec. zurück, bleibt also weit hinter dem mit einer Schnelligkeit von 26—32 Meter forteilenden Erregungsvorgang zurück. Mit der Stärke des Stromes nimmt die Geschwindigkeit der Hemmung bedeutend zu, und sie breitet nun auch über die Kathode sich aus. Bei der Oeffnung des Stromes verschwinden die während der Schliessung vorhandenen Unterschiede mehr oder weniger rasch, und zugleich kommen an der Kathode vorübergehend die hemmenden Wirkungen zum Uebergewichte: in diesem Ausgleichungsvorgang besteht die Oeffnungsreizung. Sie geht vorzugsweise von der Gegend der Anode aus, wo die während der Schliessung bestandene Hemmung in Erregung umschlägt, eine Schwankung, die um so rascher geschieht, je stärker der Strom war. Die Eigenthümlichkeit der vom constanten Strom ausgelösten Reizungsvorgänge lässt hiernach im allgemeinen dahin sich feststellen, dass die erregenden und hemmenden Wirkungen, die bei andern Reizungen sich gleichmässig über den Nerven verbreiten, nach der Lage der Elektroden sich scheiden, indem bei der Schliessung in der Gegend der Kathode die erregenden, in der Gegend der Anode die hemmenden Kräfte überwiegen, bei der Oeffnung aber eine Ausgleichung stattfindet, welche vorübergehend die entgegengesetzte Kräftevertheilung herbeiführt[1]).

Ehe wir zu den theoretischen Folgerungen aus den oben mitgetheilten Versuchsergebnissen übergehen, sei eine kurze Auseinandersetzung der zur Gewinnung derselben angewandten Methoden hier eingeschaltet. Zur Aufzeichnung der Zuckungscurven des Muskels habe ich mich in allen Fällen des Pendelmyographion bedient, zur Reizung des Nerven bald der Schliessung oder Oeffnung constanter Ströme, bald der Inductionsschläge, bald endlich mechanischer Erschütterungen, welche durch den Fall eines Hammers, der den Nerven zusammendrückte, hervorgebracht wurden. Als Prüfungsreiz diente stets ein Oeff-

1) Vgl. die ausführlichere Zusammenstellung der Ergebnisse über die Reizung durch den constanten Strom in meinen Untersuchungen S. 228 f.

nungsinductionsschlag. Die Fig. 73 zeigt in schematischer Darstellung eine Versuchsanordnung, bei welcher der zu untersuchende Reizungsvorgang die Schliessungserregung durch den constanten Strom war. Das Pendelmyographion besteht aus einem schweren gusseisernen Pendel *p*, dessen Schwingungsdauer annähernd $^1/_2$ Secunde beträgt, und das an einem soliden Gestell aufgehängt ist. An dem Pendel ist eine Glasplatte *g* befestigt, welche vor dem Versuch über der Lampe berusst wird, auf sie zeichnet der Muskel seine Zuckungen. An seinem untern Ende trägt das Pendel einen Daumen *d*, welcher beim Schwingen desselben an die kleinen Stromunterbrecher *s*, *s'* anschlägt und so die Reizungen auslöst. *s* und *s'* sind auf dem Tisch des Myographiongestells befestigt: beide halten dadurch einen Strom geschlossen, dass ein schräg gestelltes Metallstäbchen, welches eine Platinplatte trägt, mit diesem an eine Platinspitze federnd andrückt. Wird nun durch den Daumen *d* das Metallstäbchen umgeworfen, so wird jener Contact aufgehoben und der Strom unterbrochen. *k* ist die Kette, deren Schliessung im Nerven den zu untersuchenden Reizungsvorgang auslösen soll. Von ihr aus gehen die Leitungsdrähte *1*, *2* zum Unterbrecher *s*, und vom letzteren die Drähte *3*, *4* zum Nerven *n*. So lange nun *s* geschlossen ist, bildet der Platincontact eine Leitung, deren Widerstand gegen denjenigen der Nervenstrecke verschwindend klein ist, so dass kein irgend merkbarer Strom sich durch die letztere ergiesst. Sobald aber durch das Anschlagen des Daumens *d* der Contact gelöst wird, so geht der volle Strom durch *1* und *3* zum Nerven und von diesem durch *4* und *2* zur Kette zurück. *k'* ist die Kette für den als Prüfungsreiz dienenden Inductionsschlag. Von derselben führt der Leitungsdraht *6* direct zur primären Inductionsspirale *I*, der Draht *5* führt zunächst zum Unterbrecher *s'* und dann von diesem zu *I*. Die mit den Enden der secundären Inductionsspirale *II* verbundenen Drähte *7* und *8* führen zu einer Nervenstrecke, die im vorliegenden Beispiel etwas unter der durch die Kette *k* gereizten Stelle liegt. So lange nun die Kette *k'* durch den Contact *s'* geschlossen ist, fliesst der Strom durch die Spirale *I*, und es findet dabei keine Inductionswirkung auf die Spirale *II* statt. Sobald aber jener Contact durch das Anschlagen des Daumens *d* unterbrochen wird, hört der Strom in *I* plötzlich auf, und es entsteht ein Oeffnungsinductionsstrom in *II*, welcher auf die zwischen *7* und *8* gelegene Nervenstrecke als Reiz wirkt. An der Sehne des Muskels *m* ist ein (hier nicht abgebildeter) Hebel befestigt, welcher eine feine Spitze trägt, mittelst deren der Verlauf der Zuckung auf die Glasplatte *g* vom Muskel selbst gezeichnet wird. Da die Geschwindigkeit des Pendels keine gleichförmige ist,

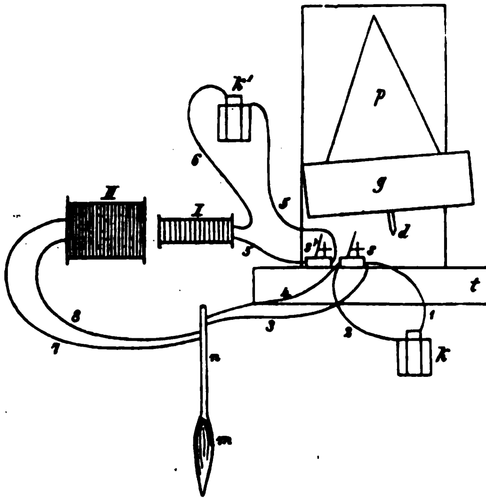


Fig. 73.

so sind übrigens selbstverständlich die Raumwerthe nicht einfach den Zeitgrössen proportional, sondern es müssen diese aus jenen mittelst des Pendelgesetzes berechnet werden. Vor jeder einzelnen Schwingung gibt man dem Pendel eine bestimmte Ablenkung und stellt die Unterbrecher *s*, *s'* so ein, dass die Zuckungscurven möglichst in der Mitte des Schwingungsbogens beginnen. Bei allen hier abgebildeten Zeichnungen betrug jene Ablenkung und demnach die Schwingungsamplitude des Pendels etwa 10 Winkelgrade.

Der Versuch wird nun folgendermassen ausgeführt. Man lässt zuerst durch den am Muskelhebel befestigten Stift eine einfache Abscissenlinie zeichnen. Dies geschieht dadurch, dass man das Pendel, während die beiden Ketten *k*, *k'* geöffnet sind, eine Schwingung ausführen lässt. Dann bestimmt man die beiden Punkte der Abscissenlinie, welche den Zeitmomenten der Reizung durch die Kette *k* und durch den Oeffnungsinductionsschlag entsprechen. Zu diesem Zweck wird das Pendel, während beide Ketten geschlossen sind, langsam mit der Hand zuerst nach *s* und dann nach *s'* geführt: bei der Lösung des Contactes *s* zeichnet dann der Muskel in Folge der Schliessungserregung, bei *s'* in Folge der Reizung durch den Oeffnungsinductionsschlag einen verticalen Strich. Hierauf werden in je einem Schwingungsversuch die durch Schliessung des constanten Stromes bewirkte Erregung *C* ohne nachherige Einwirkung des Prüfungsreizes, und die durch den letzteren bewirkte Zuckung *R* ohne vorausgegangene Erregung *C* ausgelöst; hier lässt man zuerst das Pendel schwingen, während die Kette *k'* geöffnet und *k* geschlossen, dann während *k* geöffnet und *k'* geschlossen ist. Endlich geht man zum letzten Versuch über: *k* und *k'* werden geschlossen und so nach einander während derselben Schwingung die Erregungen *C* und *R* ausgelöst. Die Versuche lassen sich nun in der mannigfachsten Weise variiren, indem man 1) den Unterbrechern *s* und *s'* die verschiedensten Stellungen gegen einander gibt, von der Distanz null an (gleichzeitige Reizung) bis zur grösstmöglichen Entfernung, 2) indem man die Stärke des Kettenstroms *k* durch einen Rheostaten und durch Vermehrung der zur Kette verbundenen constanten Elemente abstuft, 3) indem man die Intensität des Prüfungsreizes durch Veränderung der Distanz zwischen primärer und secundärer Inductionsspirale wechseln lässt, 4) indem man successiv verschiedene Stellen des Nerven sowohl vor als hinter dem Strom mit dem Inductionsschlag auf ihre Reizbarkeit prüft. Rücksichtlich der hierbei sowie bei andern Formen der Reizung (Oeffnungserregung durch den constanten Strom, Erregung durch Stromstösse, durch mechanische Erschütterungen, thermische Modification u. s. w.) einzuschlagenden Methoden muss ich auf die ausführliche Darstellung in meinen Untersuchungen zur Mechanik der Nerven verweisen[1]). Doch sei hier noch erwähnt, dass die Versuche mit dem constanten Strom besondere Controlbeobachtungen wegen des Einflusses der Widerstandsänderungen der verschiedenen Theile des Nerven erforderlich machen. Da nämlich der elektrische Strom eine Bewegung der Flüssigkeiten des Nerven von der positiven gegen die negative Elektrode bewirkt, so könnte möglicherweise die Erregung an der Kathode von der Abnahme, die Hemmung an der Anode von der Zunahme des Leitungswiderstandes bedingt sein. Versuche, bei denen die Widerstandsänderungen compensirt werden, zeigen aber, dass dieselben an den oben dargestellten Erscheinungen keinen irgend in Betracht kommenden Antheil besitzen[2]).

---

1) A. a. O. S. 4, 24, 424, 160, 196.   2) Ebend. S. 257 f.

3. Theorie der Nervenerregung.

Als wir oben den wahrscheinlichen Molecularzustand des Nerven ins Auge fassten, haben wir gesehen, dass in demselben fortwährend positive und negative Moleculararbeit geleistet wird. Die positive Moleculararbeit für sich würde entweder als frei werdende Wärme oder als äussere Arbeit, z. B. Muskelzuckung, sich zu erkennen geben; die negative Moleculararbeit für sich würde ein Verschwinden solcher Arbeitsleistungen, Latentwerden von Wärme oder Hemmung einer ablaufenden Muskelreizung, bedingen. Das Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Moleculararbeit aber führt den stationären Zustand des Nerven mit sich, in welchem weder die Temperatur desselben geändert noch eine äussere Arbeit geleistet wird. Wenn wir nun unter dem Einfluss eines äusseren Reizes einen Vorgang entstehen sehen, welcher entweder eine Muskelzuckung hervorruft oder auch nur dem prüfenden Reize gegenüber als gesteigerte Reizbarkeit sich kundgibt, so bedeutet dies offenbar, dass die *positive* Moleculararbeit zugenommen hat. Wenn umgekehrt eine ablaufende Muskelzuckung gehemmt wird oder die Reaction gegen einen Prüfungsreiz abnimmt, so bedeutet dies, dass die *negative* Moleculararbeit grösser geworden ist. Somit kommen wir zu dem allgemeinen Satze: *durch den Anstoss des Reizes wird sowohl die positive als die negative Moleculararbeit des Nerven vergrössert.* Nach den früher geführten Erörterungen werden wir uns also vorstellen, dass der Reizanstoss sowohl die Vereinigung der Atome complexer chemischer Molecüle zu festeren Verbindungen als auch den Wiederaustritt aus diesen und die Rückkehr in jene loseren und zusammengesetzteren Verbindungen beschleunigt, aus welchen die Nervensubstanz besteht. Auf der Restitution dieser complexen Molecüle beruht die Erholung des Nerven, aus der Verbrennung zu festeren und schwerer zersetzbaren Verbindungen geht seine Arbeitsleistung hervor, auf ihr beruht aber auch seine Erschöpfung. Aeussere Arbeit, Muskelzuckung oder Erregung von Ganglienzellen, kann der Reiz nur dadurch herbeiführen, *dass er die positive Moleculararbeit stets in bedeutenderem Grade als die negative beschleunigt.* Aus der ersteren wird dann jene Arbeit der Erregung hervorgehen, welche an bestimmte Organe, Muskeln oder Ganglienzellen, übertragen noch weiter in andere Formen von Arbeit transformirt werden kann. Zugleich müssen sich positive und negative Moleculararbeit in der durch das Verhältniss der erregenden und hemmenden Wirkungen bestimmten Folge über die Zeit vertheilen. Zunächst folgt also, dem Stadium der Unerregbarkeit entsprechend, eine Anhäufung vorräthiger Arbeit, indem der Reizanstoss zahlreiche Molecüle aus ihren bisherigen Verbindungen löst. Hierauf be-

ginnt eine Verbrennung, welche wohl von den losgerissenen Theilchen ausgeht und dann die leicht verbrennlichen Bestandtheile der Nervenmasse überhaupt ergreift, wobei also eine grosse Menge vorräthiger sich in wirkliche Arbeit umwandelt. Geschieht diese Verbrennung sehr schnell, so überwiegt wieder während einer kurzen Zeit die negative Moleculararbeit, die Restitution complexer Molecüle (vorübergehende Hemmungen). Im allgemeinen aber bleibt nach dem Ablauf der Zuckung noch längere Zeit ein Ueberschuss positiver Moleculararbeit, der sich in der verstärkten Wirkung eines hinzutretenden zweiten Reizes kundgibt. Die nämlichen Curven, durch welche wir uns die Beziehungen von Erregung und Hemmung versinnlichten, gelten daher auch für das Verhältniss der positiven zur negativen Moleculararbeit (Fig. 69, S. 244). Das Gleichgewicht zwischen beiden während des Ruhezustandes wird durch die Gleichheit der Anfangs- und Endordinaten $x\,a$, $x\,c$ und $x'\,b$, $x'\,d$ angedeutet. Im allgemeinen ist aber der innere Zustand des Nerven, nachdem der Reizungsvorgang vorbeigegangen ist, nicht mehr genau derselbe wie vorher, denn es ist nicht nur in jedem Moment der Reizung das Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Arbeit gestört, sondern es ist auch im Ganzen mehr an positiver Arbeit ausgegeben als an negativer, an Arbeitsvorrath gewonnen worden. Dies spricht sich darin aus, dass der Flächenraum der obern Curve grösser als derjenige der untern ist, ein Unterschied, der um so bedeutender wird, je mehr der Nerv sich erschöpft. Mit der Zeit wird dieser immer unfähiger zu jener Restitution seiner zusammengesetzten Bestandtheile, auf welcher die Wiederherstellung seiner Arbeitsfähigkeit beruht. Der leistungsfähige Nerv erholt sich daher leichter, und je erschöpfter der Nerv schon ist, um so erschöpfender wirken neue Reizungen.

Von der ganzen Summe positiver Moleculararbeit, welche durch den Reiz im Nerven frei wird, wandelt sich ohne Zweifel immer nur ein Theil in erregende Wirkungen um oder geht, wie wir uns ausdrücken können, über in Erregungsarbeit, ein anderer Theil mag zu Wärme, ein dritter wieder zu vorräthiger (negativer) Arbeit werden. Die Erregungsarbeit ihrerseits wird nur zum Theil zur Auslösung äusserer Reizeffecte, Muskelzuckung oder Reizung von Ganglienzellen, verwendet, da während der Zuckung und nach derselben immer noch gesteigerte Reizbarkeit besteht. Ein neu hinzutretender Reiz findet also immer noch einen Ueberschuss von Erregungsarbeit vor. Erfolgt kein neuer Reizanstoss, so geht jener Ueberschuss höchst wahrscheinlich in Wärme über. Nachdem zunächst an der gereizten Stelle die Erregungsarbeit entstanden ist, wirkt sie auf die benachbarten Theile, wo nun ebenfalls die vorhandene Moleculararbeit sich theilweise in Erregungsarbeit umsetzt, u. s. f. Nun hat aber der durch den momentanen Reiz ausgelöste Vorgang immer eine längere Dauer.

Während also Erregungsarbeit ausgelöst wird, fliessen der betreffenden Stelle neue Reizanstösse aus ihrer Nachbarschaft zu. So erklärt sich jenes Anschwellen der Erregung, welches wir bei der Reizung verschiedener Punkte des Nerven wahrnahmen (S. 241).

Die Reizung durch den constanten Strom unterscheidet sich lediglich dadurch, dass bei ihr die Summen positiver und negativer Moleculararbeit nicht gleichförmig vertheilt sind, sondern dass, während der Strom geschlossen ist, in der Gegend der Anode die negative, in der Gegend der Kathode die positive Moleculararbeit überwiegt. Dieser Gegensatz wird begreiflich, wenn man erwägt, dass es hier die Elektrolyse ist, welche die inneren Veränderungen des Nerven herbeiführt. An der positiven Elektrode werden elektronegative, an der negativen elektropositive Bestandtheile ausgeschieden. An beiden Orten wird also durch die Arbeit des elektrischen Stromes Dissociation herbeigeführt. In Folge derselben muss zunächst Arbeit verschwinden, aber sobald die losgerissenen Theilmolecüle die Neigung haben unter sich festere Verbindungen einzugehen, als aus denen sie ausgeschieden wurden, so kann auch die positive Moleculararbeit zunehmen, d. h. es kann ein Theil der verschwundenen Arbeit wieder gewonnen werden. Die Reizungserscheinungen führen nun zu dem Schlusse, dass das erstere regelmässig in der Gegend der Kathode, das zweite in der Nähe der Anode stattfindet. Die näheren chemischen Vorgänge sind uns hierbei noch unbekannt, aber an Beispielen eines analogen Kräftewechsels aus dem Gebiet der elektrolytischen Erscheinungen fehlt es nicht. So scheidet sich bei der Elektrolyse des Zinnchlorürs an der Kathode Zinn aus, in welchem die zu seiner Trennung angewandte Arbeit als Arbeitsvorrath verbleibt, an der Anode dagegen erscheint Chlor, das sich sogleich mit dem Zinnchlorür zu Zinnchlorid verbindet, wobei Wärme frei wird. Aehnliche Erfolge können überall eintreten, wo die Producte der Elektrolyse chemisch auf einander einwirken. Bei der Oeffnung des durch eine Nervenstrecke fliessenden Stromes erfolgt wegen der Polarisirung derselben eine schwächere elektrolytische Zersetzung in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung, die im Verein mit der allmäligen Ausgleichung der chemischen Unterschiede die Erscheinungen der Oeffnungsreizung verursacht.

Was die Beziehung der hier in ihrem allgemeinen Mechanismus geschilderten Vorgänge zu den elektrischen Veränderungen des gereizten Nerven betrifft, so ist die Thatsache beachtenswerth, dass nach den Untersuchungen von Bernstein[1]) die Schwankung des Nervenstroms, die einer

1) Pflüger's Archiv f. Physiologie I, S. 190. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. Heidelberg 1871, S. 30.

momentanen Reizung des Nerven nachfolgt, durchschnittlich schon 0,0006 bis 0,0007 Sec. nach dem Eintritt des Reizes ihr Ende erreicht hat, somit vollständig in das Stadium der Unerregbarkeit des Nerven hineinfällt[1]). Die Schwankung hängt daher wahrscheinlich mit den hemmenden Kräften oder mit dem Uebergang positiver in negative Moleculararbeit zusammen. Die Art dieses Zusammenhangs bedarf aber noch der näheren Aufklärung, ehe an eine theoretische Verwerthung der elektrischen Vorgänge zu denken ist.

4. Einfluss der Centraltheile auf die Erregungsvorgänge.

Um die Vorgänge in der centralen Nervensubstanz zu untersuchen, gehen wir aus von der Reizung der Nervenfaser und suchen zu ermitteln, in welcher Weise deren Verlauf abgeändert wird, wenn sie Ganglienzellen durchwandern muss. Am einfachsten lässt dieser Versuch mittelst der Untersuchung der Reflexerregungen sich ausführen. Man reizt zunächst durch einen Stromstoss von geeigneter Stärke eine motorische Nervenwurzel, deren Zusammenhang mit dem Rückenmark und den ihr zugehörigen Muskeln erhalten blieb; dann wird ebenso der centrale Stumpf irgend einer sensibeln Wurzel gereizt. Die beiden Zuckungen werden vom Muskel aufgezeichnet, und zugleich wird der Versuch so eingerichtet, dass der Zeitpunkt der Reizung dem nämlichen Punkt der Abscissenlinie beider Zuckungscurven entspricht. Die Unterschiede im Eintritt und Verlauf der zwei Zuckungen geben uns dann ein Mass für den Einfluss der zwischenliegenden Ganglienzellen.

Zunächst macht man nun hierbei die Beobachtung, dass es bedeutend stärkerer Reize bedarf, um von einer sensibeln Wurzel aus Zuckung hervorzubringen. Wählt man möglichst instantane Stromstösse, z. B. Inductionsschläge, so ist es sogar häufig gar nicht möglich überhaupt Reflexzuckungen auszulösen, da man zu Strömen von solcher Stärke greifen müsste, dass Stromesschleifen auf das Rückenmark befürchtet werden müssten[2]). Ist aber die Reflexreizbarkeit gross genug, um den Versuch ausführen zu können, so wiederholen sich an den beiden Zuckungen in stark vergrössertem Massstabe jene Unterschiede, die uns bei der Reizung

1) Die Schwankung des Muskelstromes ist von etwas längerer Dauer, sie nimmt etwa 0,004" in Anspruch (Bernstein, Untersuchungen S. 64), eine Zeit, die aber gleichfalls noch innerhalb der Grenzen des Stadiums der Unerregbarkeit liegt.

2) Um eine für länger dauernde Versuchsreihen ausreichende Reflexerregbarkeit zu erhalten, bedient man sich daher zweckmässig einer Hülfsvergiftung mit minimalen Dosen (0,002 bis höchstens 0,04 Milligr.) Strychnin. Durch eigens zu diesem Zweck angestellte Versuche habe ich mich überzeugt, dass durch minimale Mengen des Giftes der zeitliche Verlauf der Reflexzuckungen nicht abgeändert wird. Vgl. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, II, S. 9 f. Stuttgart 1876.

zweier verschieden weit vom Muskel entfernter Stellen des Bewegungsnerven entgegengetreten sind (vgl. Fig. 67). Die Reflexzuckung tritt nämlich ausserordentlich verspätet ein, und sie ist von viel längerer Dauer. Reizt man z. B. eine motorische und eine sensible Wurzel, die in gleicher Höhe und auf der nämlichen Seite in das Mark eintreten, und wählt man die beiden Reize so, dass die Zuckungshöhen gleich werden, so zeigen die zwei Curven den in Fig. 74 dargestellten Verlauf. Ein wesentlicher Unterschied von den an verschiedenen Stellen des motorischen Nerven ausgelösten Zuckungen liegt hier nur darin, dass, um der Reflexzuckung die gleiche Höhe zu geben, nicht ein schwächerer, sondern ein stärkerer Reiz gewählt werden musste. Die Unterschiede im Verlauf der Erregung sind aber hier so bedeutend, dass sie ihren Charakter nicht ändern, wie man auch die Intensität der Reize wählen möge. Zwar nimmt mit der Verstärkung der Reize nicht nur die Höhe, sondern auch die Dauer der Zuckungen zu,



Fig. 74.

während sich die Zeit der latenten Reizung vermindert. Aber die schwächsten Reflexzuckungen zeigen immer noch eine verlängerte Dauer und die stärksten einen verspäteten Eintritt, auch wenn man jene mit den stärksten und diese mit den schwächsten directen Zuckungen vergleicht[1]. Die Zeit, welche die Reizung braucht, um von einer sensibeln Wurzel bis in eine motorische zu gelangen, wird nun offenbar durch die Zeitdifferenz zwischen dem Beginn der beiden Zuckungen, der directen und der reflectorischen, angegeben, und bei der Kürze der Nervenwurzeln wird nur ein verschwindender Theil dieser Zeit auf Rechnung der peripherischen Leitung zu setzen sein: wir können daher jene Zeitdifferenz einfach als die **Reflexzeit** bezeichnen. Zu ihrer Bestimmung wird man aber wegen der Abhängigkeit der latenten Reizungen von der Stärke der Reize wiederum, wie bei der Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den peripherischen Nerven, nur solche Versuche auswählen dürfen, in denen die Höhe der beiden Zuckungen gleich gross war.

Dies vorausgesetzt lässt sich nun die Reflexzeit unter verschiedenen Bedingungen untersuchen. Der einfachste Fall besteht in der schon in Fig. 74 zur Darstellung gekommenen Uebertragung von einer sensibeln auf eine dem nämlichen Nervenstamm angehörige motorische Wurzel: wir

1) Nur in ganz seltenen Fällen zeigt sich bei maximaler Reflexerregung und minimaler motorischer Reizung eine Ausnahme von dieser Regel, s. a. a. O. S. 21.

wollen dies als den Fall der gleichseitigen Reflexerregung bezeichnen. Daran schliesst sich die Fortpflanzung des Reizes von einer sensibeln Wurzel auf eine in gleicher Höhe, aber auf der entgegengesetzten Seite aus dem Rückenmark austretende motorische: wir nennen dies die quere Reflexerregung. Dazu kommt endlich drittens die Fortpflanzung in der Höhenrichtung des Rückenmarks, die Höhenleitung der Reflexe, also z. B. die Uebertragung von der sensibeln Wurzel eines Armnerven auf die motorische eines Beinnerven. In jedem dieser drei Fälle ist die Reflexzeit von der Stärke der Erregungen nicht in merklichem Grade abhängig. Sie ist, wie vorauszusehen war, relativ am kleinsten bei der gleichseitigen Reflexerregung, wo sie unter normalen Verhältnissen 0,008—0,015 Secunden beträgt[1]). Sie ist aber, was man vielleicht nicht erwartet hätte, bei der Querleitung relativ grösser als bei der Höhenleitung. Vergleicht man nämlich den queren mit dem gleichseitigen Reflex, so beträgt die Verzögerung des ersteren gegen den letzteren durchschnittlich 0,004 Sec. Vergleicht man aber den durch Reizung einer sensibeln Armnervenwurzel im Schenkel ausgelösten abermals mit dem gleichseitigen Reflex, so bleibt die Verzögerung in der Regel etwas unter jenem Werthe[2]). Da nun im zweiten Fall die Reizung mindestens eine 6 bis 8 Mal grössere Weglänge zurückzulegen hat als im ersten, so ist ersichtlich, dass die Verzögerung bei der Querleitung sehr viel beträchtlicher sein muss als bei der Höhenleitung. Man wird dies wohl darauf beziehen dürfen, dass die Höhenleitung grossentheils durch die longitudinal verlaufenden Markfasern geschieht, während die Querleitung fast ganz durch das Gangliennetz der grauen Substanz geschehen muss. Es bestätigen daher diese Vergleichsversuche den schon aus der langen Dauer der Reflexzeit sich mit Wahrscheinlichkeit ergebenden Schluss, dass die centralen Elemente dem Verlauf der Erregungen ungleich grössere Widerstände entgegensetzen als die Nervenfasern. Der nämliche Schluss ergibt sich aus der weiteren Thatsache, dass auch in den Spinalganglien des Frosches eine Verzögerung der Leitung von durchschnittlich 0,003 Sec. stattfindet, sowie aus der damit im Zusammenhang stehenden Beobachtung, dass die sensibeln Nervenwurzeln reizbarer sind als die Nervenfasern unterhalb der Spinalganglien. Hierbei findet sich dann zugleich das bemerkenswerthe Verhältniss, dass die sensibeln Nervenausbreitungen in der Haut leichter erregbar sind als die zur Haut herantretenden Nervenzweige. Wie in den Spinalganglien Einrichtungen existiren, welche die Reizbarkeit der eintretenden Nerven vermindern, so müssen also in der Haut Einrichtungen gegeben sein, welche die entgegengesetzten Eigenschaften besitzen. Möglicherweise

1) A. a. O. S. 14 f. 2) Ebend. S. 80, 87.

kommen hier jene peripherischen Ganglienzellen in Betracht, welche bei allen Sinnesnerven nahe der Endigung vorkommen. Für die Nervenstämme und ihre Verzweigungen ist aber in Folge dessen die Reizbarkeit ein Minimum, eine Eigenschaft, welche offenbar in hohem Masse geeignet ist die Centralorgane vor dem Zufluss zweckloser sensorischer Erregungen zu schützen[1].

Die durch die zeitlichen Verhältnisse der Reflexleitung nahe gelegte Vorstellung, dass die centralen Elemente einerseits den ihnen zugeführten Erregungen grössere Widerstände entgegensetzen, anderseits aber auch im Stande sind eine grössere Summe in ihnen selbst angesammelter Kraft zu entwickeln, empfängt nun ihre Bestätigung durch zahlreiche andere Erscheinungen. Hierher gehört zunächst die Thatsache, dass fast in allen Fällen, in denen nicht auf künstlichem Wege die Erregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wurde[2], ein einzelner momentaner Reizanstoss keine Reflexzuckung auslöst, sondern dass hierzu wiederholte Reize erforderlich sind, worauf dann zugleich die Contraction einen tetanischen Charakter anzunehmen pflegt[3]. Eine weitere Erscheinung, welche die Unterschiede in den Reizbarkeitsverhältnissen der peripherischen und der centralen Nervensubstanz sehr deutlich zeigt, ist die folgende. Reizt man durch Inductionsschläge, die in nicht allzugrosser Frequenz auf einander folgen, den motorischen Nerven, so geräth der zugehörige Muskel, wie zuerst Helmholtz[4] gezeigt hat, in Schwingungen von gleicher Frequenz, welche man als Ton wahrnehmen oder auch auf einem mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder mittelst einer passenden Vorrichtung aufzeichnen lassen kann. Reizt man nun in derselben Weise das Rückenmark, so geräth der Muskel ebenfalls in Schwingungen, aber die Vibrationsfrequenz ist bedeutend verlangsamt. Die Fig. 75 zeigt zwei auf diese Weise von Kronecker und Hall gewonnene Schwingungscurven eines Kaninchenmuskels. Bei 42 Reizen in der Secunde zeichnete der Muskel,

1) A. a. O. S. 45 f. 2) Vgl. S. 255, Anm. 2.

3) Kronecker und Stirling, Berichte der k. sächs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Cl. 1874, S. 372. In einem neueren Aufsatze (Archiv f. Physiologie 1878, S. 23) bemerken Kronecker und Stirling, die von ihnen als summirte Zuckungen angesehenen Contractionen würden von mir als einfache angesehen. Dies beruht auf einem Missverständniss. Ich bezweifle nicht, dass die genannten Beobachter bei ihren Versuchen nur summirte Zuckungen gesehen haben; ich behaupte nur, dass die von mir bei einer ganz abweichenden Versuchsmethode erhaltenen Reflexzuckungen mit andern einfachen Muskelzuckungen in ihrem Verlauf vollständig übereinstimmen, abgesehen von ihrer längeren Dauer, die, wie Kronecker mit Recht bemerkt, an sich kein Kriterium einer tetanischen Contraction ist, so lange die discontinuirliche Natur des Erregungsvorganges nicht nachgewiesen wurde. Uebrigens bedarf wohl die Frage, ob nicht schon bei der einfachen Zuckung der Vorgang ein discontinuirlicher sei, um so mehr noch der näheren Untersuchung, da es jedenfalls Fälle gibt, wo selbst beim motorischen Nerven ein momentaner Reiz einen wirklichen Tetanus auslöst.

4) Helmholtz, Monatsberichte der Berliner Akademie 1864, S. 307.

als der motorische Nerv gereizt wurde, die obere, als das unterhalb der medulla oblongata getrennte Rückenmark gereizt wurde, die untere Wellenlinie[1]). In nahem Zusammenhange hiermit steht die Beobachtung von BAXT, dass möglichst einfache Willkürbewegungen immer erheblich länger



Fig. 75.

dauern als einfache Zuckungen, die durch Reizung eines motorischen Nerven ausgelöst werden. So fand z. B. BAXT an sich selbst, dass der Zeigefinger der rechten Hand in Folge einer Reizung durch den Inductionsstrom eine Bewegung in durchschnittlich 0,166" ausführte, zu der bei willkürlicher Innervation 0,296" erforderlich waren[2]).

Die grössere Wirksamkeit oft wiederholter Reize auf das Rückenmark ist offenbar dadurch bedingt, dass jede Reizung eine Steigerung der Reflexerregbarkeit zurücklässt. Auch in dieser Beziehung bietet jedoch die centrale Substanz nur in verstärktem Masse Erscheinungen dar, die uns schon beim peripherischen Nerven begegnet sind. Dagegen scheint gewissen chemischen Wirkungen, die auf noch unbekannte Weise eine ähnliche Veränderung der Reizbarkeit hervorbringen können, nur die centrale Nervensubstanz zugänglich zu sein. Die Träger dieser Wirkungen sind die sogenannten Reflexgifte, unter denen das Strychnin wegen der Sicherheit, mit der es die Veränderungen herbeiführt, die erste Stelle einnimmt. Das Strychnin verdankt diese Eigenschaft wahrscheinlich dem Umstande, dass seine Wirkung sich fast ganz auf die Ganglienzellen des Rückenmarks beschränkt, während andere Nervengifte theils auf die höheren Nervencentren, theils auf die peripherischen Nerven Wirkungen ausüben, welche den Einfluss auf das Rückenmark ganz oder theilweise aufheben können[3]).

Die Wirkungen einer solchen Vergiftung sind nun im allgemeinen folgende: 1) Es genügen viel schwächere Reize, um Reflexzuckung auszulösen, bald wird sogar eine Grenze erreicht, wo die Reflexreizbarkeit grösser wird als die Reizbarkeit des motorischen Nerven. 2) Schon bei den schwächsten Reizen, die eben Zuckung erregen, ist diese höher und namentlich länger dauernd als unter normalen Verhältnissen; bei gesteigerter Giftwirkung geht sie sehr bald in eine tetanische Contraction über. 3) Der Eintritt der Zuckung wird immer mehr verspätet, so dass die Zeit

1) KRONECKER und STANLEY HALL, Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 12.
2) Ebend. S. 17.
3) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, S. 64.

der latenten Reizung auf mehr als das doppelte ihrer gewöhnlichen Dauer vergrössert werden kann. Zugleich nehmen die Unterschiede in der Zeit der latenten Reizung bei starken und schwachen Reizen enorm zu: auf der Höhe der Giftwirkung zeigt der Reflextetanus kaum Gradunterschiede mehr, ob man die stärksten oder die schwächsten Reize wählen möge, aber bei den letzteren ist der Eintritt desselben ausserordentlich verspätet. Die Fig. 76 zeigt ein Beispiel dieser Veränderungen. Die Curve *A* ist im Anfang der Giftwirkung, die Curven *B* sind auf der Höhe derselben gezeichnet, *a* wurde durch einen stärkeren, *b* durch einen schwächeren momentanen Reiz ausgelöst; in beiden Fällen ist wieder zur Vergleichung eine directe Zuckung ausgeführt worden. Diese Verlängerung der latenten Reizung steht ohne Zweifel in unmittelbarem Zusammenhang mit der gesteigerten Reizbarkeit. In der durch das Gift veränderten Ganglienzelle kann offenbar der Reiz eine längere Zeit nachwirken, um, nach Ueberwindung der anfänglichen Hemmung, zuletzt die Erregung auszulösen.

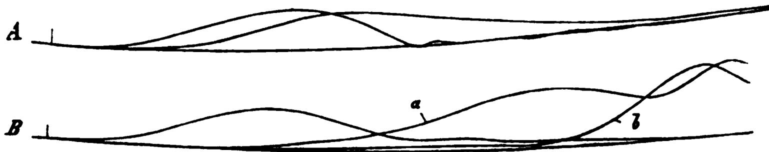


Fig. 76.

Es tritt hier etwas ähnliches ein wie bei der Summirung der Reizungen, nur fällt die Wiederholung des äussern Reizes hinweg. Wir müssen demnach annehmen, dass der Reiz in der veränderten Ganglienzelle eine Menge auf einander folgender Reizungen hervorbringt, welche sich summirend schliesslich Erregung bewirken. Dies führt zu der Vorstellung, dass in Folge der Veränderung die hemmenden Kräfte nicht merklich alterirt worden sind, dass aber die erregenden Kräfte nicht, wie es im normalen Zustande geschieht, alsbald nach ihrem Freiwerden ganz oder grossentheils wieder gebunden werden, sondern dass sie allmälig sich ansammeln. Es ist bemerkenswerth, dass ähnliche, nur schwächere Wirkungen durch den Einfluss der Kälte auf das Rückenmark hervorgerufen werden [1]).

Diesen die Erregbarkeit der centralen Elemente steigernden Wirkungen stehen jene gegenüber, welche wir schon im vorigen Capitel als **hemmende** kennen lernten. Wir sahen dort Hemmungen der Reflexe eintreten, wenn andere sensorische Theile erregt werden (S. 166). Die erste Thatsache, welche die Aufmerksamkeit auf die hemmenden Wirkungen

1) A. a. O. S. 56 f.

lenkte, war die längst bekannte Steigerung der Reflexerregbarkeit des Rückenmarks, die nach Abtragung des Gehirns eintritt. Von ihr ausgehend fand Setschenow, dass die Reizung gewisser Hirntheile, des Thalamus, der Zweihügel und der medulla oblongata, beim Frosche den Eintritt der Reflexe aufhebt oder verzögert [1]). Er war daher geneigt anzunehmen, die Function der Hemmung sei auf bestimmte Centralgebiete beschränkt. Indem nun aber weiterhin die Untersuchung zeigte, dass auch die Reizung anderer sensibler Nerven sowie der sensorischen Rückenmarksstränge denselben Effect hervorbringt [2]), wurde diese Hypothese genöthigt fast über das ganze Cerebrospinalorgan die Verbreitung solcher Hemmungscentren auszudehnen. Wenn jede sensorische Erregung durch die Reizung eines beliebigen andern sensorischen Elementes gehemmt werden kann, so erhält, wie Goltz [3]) mit Recht bemerkte, das Gebiet der Hemmung eine ebenso weite Ausdehnung wie das der sensorischen Erregung, und die Annahme specifischer Hemmungscentren ist hierdurch von selbst beseitigt. So lag es denn nahe die Deutung der Hemmungserscheinungen an die bekannte Erfahrung anzuknüpfen, dass ein heftiger Schmerz gemildert wird, wenn eine andere Körperstelle ebenfalls von einem schmerzhaften Eindruck getroffen wird. Herzen und Schiff glaubten diese Wechselwirkung verschiedener sensibler Erregungen als eine Ermüdungserscheinung auffassen zu dürfen, während sie dagegen die Verstärkung der Reflexe nach dem Wegfall des Gehirns als eine Folge der Einengung der Erregung auf ein beschränkteres Centralgebiet betrachteten [4]). Aber mit dieser Erklärung treten zahlreiche Erscheinungen in Widerspruch. So findet man die Hemmungserscheinungen um so stärker ausgebildet, je leistungsfähiger die Thiere sind, und umgekehrt werden sie durch die Ermüdung immer mehr herabgesetzt, so dass eine Erregung,

1) Setschenow, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks. Berlin 1863. Setschenow und Paschutin, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865.

2) Herzen, Sur les centres modérateurs de l'action reflex. Turin 1864, p. 32. Setschenow, Ueber die elektrische und chemische Reizung der sensibeln Rückenmarksnerven. Graz 1868, S. 40.

3) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869, S. 44, 50. Dass auch durch andere als die von Setschenow bezeichneten Hirntheile Reflexe gehemmt werden können, zeigte Goltz durch seinen Quakversuch: bei Fröschen, deren Grosshirnlappen entfernt sind, löst leise Berührung der Rückenhaut fast mit mechanischer Sicherheit das Quaken aus, dieser Erfolg fehlt dagegen sehr häufig bei unverstümmelten Thieren. Hiernach scheinen also auch die Grosshirnlappen hemmend auf die Reflexe wirken zu können. (Goltz a. a. O. S. 41. Nach Versuchen von Langendorff (du Bois' Archiv 1877, S. 133 und von Böttiche (Ueber Reflexhemmung, Sammlung physiol. Abhandl. II. Reihe, Heft III) tritt übrigens derselbe Effect in Folge der Blendung der Thiere ein; möglicherweise ist daher auch bei der Wegnahme der Grosshirnlappen die gleichzeitige Trennung der Sehnerven von entscheidendem Einfluss.

4) Herzen a. a. O. p. 65.

die anfänglich einen Reflex hemmte, später, nach eingetretener Ermüdung, denselben verstärken kann[1]. Ferner wirkt die Entfernung des Gehirns nur bei dem Kaltblüter sofort verstärkend auf die Reflexe, bei Hunden dagegen hat jede Trennung des Centralorgans zunächst einen hemmenden Effect, der erst nach längerer Zeit verschwindet; es liegt nahe diese Hemmung auf eine durch die Läsion gesetzte Reizung zu beziehen, welche erst nach eingetretener Heilung die reinen Folgen der Continuitätstrennung hervortreten lässt[2].

Obgleich nun aber jede mögliche Empfindungsreizung, mag sie andere sensible Nerven oder sensible Centraltheile treffen, eine im Ablauf befindliche Reflexerregung hemmen kann, so tritt dies keineswegs unter allen Umständen ein, sondern es kann auch die hinzutretende Reizung umgekehrt den Reflex verstärken, ähnlich wie dies dann immer geschieht, wenn etwa in einer motorischen Faser oder auch in einem motorischen Centralgebiet zwei Erregungen zusammentreffen. Bezeichnen wir ganz allgemein das Zusammentreffen zweier Reizungen im selben Centralgebiet als eine Interferenz der Reizungen, so ist das Ergebniss einer solchen Interferenz sensorischer Reizungen abhängig: 1) von dem Stadium, in welchem sich die eine Erregung befindet, wenn die andere beginnt: ist die durch die erstere ausgelöste Muskelzuckung noch im Ablauf begriffen oder eben erst abgelaufen, so findet in der Regel Verstärkung der Reizungen statt, hat dagegen die eine Reizung längere Zeit schon bestanden, so wird die nun hinzutretende zweite leichter gehemmt; 2) von der Stärke der Reize: starke Interferenzreize hemmen eine bestimmte Reflexerregung leichter als schwache, ja zuweilen wirken starke Reize auf die nämliche Erregung hemmend, welche durch schwache verstärkt wird; 3) von dem räumlichen Verhältniss der gereizten Nervenfasern: solche sensible Fasern, die in gleicher Höhe und auf derselben Seite des Rückenmarks eintreten, also ursprünglich einem und demselben Nervenstamm angehören, bewirken eine weit schwächere Hem-

1) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, S. 87.

2) Goltz, Pflüger's Archiv Bd. 20, S. 8. Vgl. auch Freusberg, ebend. Bd. 9, S. 358 f. Goltz unterscheidet, von der Vergleichung des Verhaltens operirter Thiere unmittelbar nach der Verletzung und längere Zeit nachher ausgehend, überhaupt Hemmungserscheinungen und Ausfallserscheinungen, und er ist geneigt alle jene Veränderungen, die wir aus dem Princip der stellvertretenden Function ableiteten, auf anfänglich bestehende und dann allmälig schwindende Hemmungserscheinungen zurückzuführen. So sehr nun auch diese Unterscheidung der functionellen Symptome alle Beachtung verdient, so führt doch, wie wir im vorigen Capitel sahen, der hiermit im Zusammenhang stehende Versuch einer Restitution der Flourens'schen Lehre, falls er sich nicht mit den feststehenden anatomischen und pathologischen Thatsachen in Widerspruch setzen will, zu einer nur um so ausgedehnteren Anwendung des Princips der Stellvertretung. Wir können daher nicht zugeben, dass das letztere auf dem von Goltz versuchten Wege zu beseitigen ist.

mung, beziehentlich leichter eine verstärkte Erregung, als solche, die auf verschiedenen Seiten oder in verschiedener Höhe eintreten. Endlich ist noch 4) der Zustand des Centralorgans von wesentlichem Einflusse: je mehr der Zustand normaler Leistungsfähigkeit erhalten blieb, um so sicherer darf man unter sonst geeigneten Bedingungen Hemmung der Reflexe erwarten; je mehr Kälte, Strychnin und andere reflexsteigernde Gifte oder auch eine Kräfteabnahme des Nervensystems durch Ermüdung, mangelhafte Ernährung u. dergl. sich geltend machen, um so mehr tritt die Hemmung zurück und statt ihrer die wechselseitige Verstärkung der Reizungen in die Erscheinung. Zunächst macht diese Abnahme der Hemmung sich darin geltend, dass es länger anhaltender und stärkerer Reize bedarf, um sie hervorzubringen, auch verschwindet sie immer zuerst für die Reizung der zur selben Wurzel gehörenden Nervenfasern, im Zustand äusserster Leistungsunfähigkeit oder erhöhter Kälte- und Strychninwirkung sind aber überhaupt gar keine Hemmungen mehr zu beobachten[1]).

Man könnte versucht sein, sich die hemmenden Wirkungen als eine der Interferenz der Licht- oder Schallschwingungen analoge Interferenz oscillatorischer Reizbewegungen vorzustellen, bei der sich die zusammentreffenden Reizwellen ganz oder theilweise auslöschten[2]). Aber diese Annahme, die zudem über das einfache Auslöschen der Reizung, wie es z. B. in den vordern Ganglienzellen des Rückenmarks in Bezug auf die motorischen Reizungen stattfindet, gar keine Rechenschaft geben würde, findet in den über den Verlauf der Erregung bekannten Thatsachen keine Stütze. Dagegen weisen die wechselnden Erfolge der Reizinterferenz offenbar darauf hin, dass auch bei der Reizung centraler Elemente gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen ausgelöst werden. Zugleich ist es deutlich, dass hier die Hemmungserscheinungen weit ausgeprägter sind als in der peripherischen Nervenfaser. Die besonderen Bedingungen, unter denen jene beiderlei Wirkungen der centralen Reizung zur Erscheinung kommen, machen es wahrscheinlich, dass insbesondere dann der äussere Effect der Hemmung entsteht, wenn die Reize so geleitet werden, dass sie in einem und demselben sensorischen Centralgebiet zusammentreffen, wogegen Summation der Reizungen, wie es scheint, immer dann stattfindet, wenn von verschiedenen sensorischen Centralgebieten, welche gleichzeitig gereizt werden, die Erregung auf die nämlichen motorischen Elemente übergeht. Im allgemeinen werden diese beiden Effecte bei

---

1) Untersuchungen etc. II, S. 84 f., S. 106 f.

2) Auf diesen Gedanken hat E. Cyon eine Theorie der centralen Hemmungen gegründet. (Bulletin de l'acad. de St. Pétersbourg, VII, Dec. 1870.) Auch die thatsächlichen Grundlagen derselben, die sich auf die Gefässinnervation beziehen, hat übrigens Heidenhain angefochten. (Pflüger's Archiv f. Physiologie IV, S. 551.)

jeder gleichzeitigen Reizung verschiedener sensibler Elemente neben einander stattfinden können, und es wird von den speciellen Bedingungen abhängen, welcher von ihnen die überwiegende Stärke besitzt.

5. Theorie der centralen Innervation.

Da die Erscheinungen der centralen Innervation auf ähnliche einander entgegengesetzte Molecularwirkungen hinweisen, wie sie uns beim Erregungsvorgang in der Nervenfaser begegnet sind, so werden wir von den dort entwickelten allgemeinen Anschauungen auch hier ausgehen können. Wir setzen demnach zunächst für die Ganglienzelle einen ähnlichen stationären Zustand voraus, wie er für den Nerven angenommen wurde, einen Zustand also, bei dem die Leistungen positiver und negativer Moleculararbeit im Gleichgewicht stehen. Durch den zugeführten Reiz werden nun wieder beide Arbeitsmengen vergrössert werden. Aber alles deutet darauf hin, dass hier zuerst die Vergrösserung der negativen Moleculararbeit bedeutend überwiegt, daher ein momentaner Reizanstoss in der Regel gar keine Erregung auslöst. Wiederholen sich jedoch die Reize, so wird bei den folgenden allmälig die negative im Verhältniss zur positiven Moleculararbeit verringert, bis endlich die letztere so weit angewachsen ist, dass Erregung entsteht.

Wir können uns demnach vorstellen, dass in der gereizten Ganglienzelle regelmässig ein analoger Vorgang statthat, wie er sich im Nerven bei der Schliessung des constanten Stromes an der Anode entwickelt. Unter der Wirkung des Reizes geschehen solche Vorgänge, die in der Ueberführung festerer in losere Verbindungen, also in der Anhäufung vorräthiger Arbeit bestehen, in gesteigertem Masse. Aber während bei der Wirkung des Stromes auf den Nerven die elektrolytische Action wahrscheinlich solche Zersetzungen einleitet, die normaler Weise im Nerven nicht stattfinden, müssen wir wohl annehmen, dass die Reizung der Ganglienzelle nur die ohnehin vorzugsweise auf Bildung complexer chemischer Molecüle, also auf Ansammlung vorräthiger Arbeit gerichtete Wirksamkeit derselben steigert. Es führt uns dies auf einen wesentlichen Unterschied der Nervenfasern von den centralen Zellen, auf welchen auch andere physiologische Erwägungen hinweisen. Die Ganglienzellen sind die eigentlichen Werkstätten jener Stoffe, welche die Nervenmasse zusammensetzen. In den Nervenfasern werden diese Stoffe in Folge der physiologischen Function zum grössten Theile verbraucht, aber sie können in ihnen, wenn wir von jener ungenügenden und theilweisen Restitution absehen, wie sie bei jeder Reizung die Zersetzung begleitet, offenbar nicht gebildet werden. Denn getrennt von ihren Ursprungszellen verlieren die Fasern ihre nervösen

Bestandtheile, und die Wiedererneuerung der letzteren muss von den Centralpunkten ausgehen [1]). Auch im Zustand der Functionsruhe besteht demnach in der Ganglienzelle kein völliges Gleichgewicht des Stoff- und Kräftewechsels. Aber die Abweichung findet hier im entgegengesetzten Sinne statt als in der Nervenfaser. In der letzteren prävalirt die Bildung definitiver Verbrennungsproducte, bei welcher positive Arbeit geleistet wird; in der Zelle hat die Erzeugung complexer Verbindungen, in denen sich vorräthige Arbeit ansammelt, das Uebergewicht. So wahr es ist, dass im Thierkörper im Ganzen die positive Arbeitsleistung, also die Verbrennung der complexen organischen Verbindungen, die Oberhand hat, so ist es doch eine durchaus falsche Auffassung, wenn man diese Art des Stoff- und Kräftewechsels als die ausschliessliche ansieht. Vielmehr finden nebenbei immer noch Reductionen, Auflösungen festerer in losere Verbindungen statt, wobei negative Arbeit geleistet, d. h. Arbeitsvorrath angesammelt wird. Gerade das Nervensystem ist eine wichtige Stätte solcher Anhäufung vorräthiger Arbeit. In die Bildung der Nervensubstanz gehen Verbindungen ein, welche theilweise zusammengesetzter sind als die Nahrungsstoffe, aus denen sie herstammen, und welche einen hohen Verbrennungswerth besitzen, in denen also eine grosse Menge vorräthiger Arbeit verborgen ist [2]). Die Ganglienzellen, die Bildnerinnen dieser Verbindungen, gleichen in gewissem Sinne den Pflanzenzellen. Auch sie sammeln vorräthige Arbeit auf, welche, nachdem sie beliebig lange latent geblieben, wieder in wirkliche Arbeit übergeführt werden kann. So sind die Ganglienzellen die Vorrathsstätten für künftige Leistungen. Die Hauptverbrauchsorte der von ihnen aufgesammelten Arbeit aber sind die peripherischen Nerven und ihre Endorgane.

Das verschiedene Verhalten der Zellen gegen Reize, welche sie treffen, weist uns nun ferner darauf hin, dass es in jeder Zelle zweierlei Gebiete gibt, deren eines sich in seinem Verhalten gegen Reize dem der peripherischen Nervensubstanz verwandter zeigt, während das andere davon in höherem Grade abweicht. Wir wollen jenes die peripherische, dieses die centrale Region der Ganglienzelle nennen, womit übrigens keine Bestimmung über die räumliche Lage der beiden Gebiete gegeben sein soll. Die centrale Region ist, so nehmen wir an, vorzugsweise die Werkstätte jener complexen Verbindungen, welche die Nervensubstanz bilden, und damit der Ansammlungsort vorräthiger Arbeit. Eine ihr zugeführte Reizbewegung beschleunigt nur die Molecularvorgänge in der ihnen einmal angewiesenen Richtung und verschwindet daher ohne äusseren Effect. Anders in der peripherischen Region. Sie nimmt zwar auch noch Theil

---

1) Vgl. S. 96 f. 2) Vgl. S. 86 f.

an der Verwandlung wirklicher in vorräthige Arbeit, aber ausserdem findet sich in ihr bereits ein intensiverer Stoffverbrauch mit Arbeitserzeugung, wobei ein Theil des Verbrauchsmaterials ihr von der centralen Region aus zufliesst. Wird sie von einem Reize getroffen, so wird zunächst auch hier die negative Moleculararbeit in höherem Grade als die positive gesteigert. Doch während die erstere bald wieder auf ihre gewöhnliche Grösse herabsinkt, dauert die letztere länger an, sie kann daher entweder nach einem grösseren Zeitraume der Latenz oder wenigstens falls neue Reizanstösse hinzutreten Erregung hervorbringen. Auch hier wird übrigens, wie beim Nerven, immer nur ein Theil der positiven Moleculararbeit in Erregungsarbeit und wiederum nur ein Theil der letzteren in äussere Erregungseffecte übergehen, ein anderer Theil der positiven Moleculararbeit wird wieder in negative zurückkehren, die Erregungsarbeit kann ganz oder theilweise in andere Formen von Molecularbewegung verwandelt werden. Ferner wird, sobald einmal Erregung entstanden ist, die angehäufte Erregungsarbeit verhältnissmässig rasch aufgebraucht, analog einer explosiven Zersetzung. Entsprechend der stärkeren Hemmung hat sich jedoch eine grössere Summe von Erregungsarbeit anhäufen können und ist demgemäss auch der auftretende Reizeffect ein stärkerer als bei der Reizung des Nerven. Die reizbare Region der Ganglienzelle und die peripherische Nervensubstanz verhalten sich in dieser Beziehung etwa ähnlich wie ein Dampfkessel mit schwer beweglichem und ein solcher mit leicht beweglichem Ventile. Dort muss die Spannkraft der Dämpfe zu einer bedeutenderen Grösse anwachsen, bis das Ventil bewegt wird, der Dampf entströmt dann aber auch mit grösserer Kraft. Wahrscheinlich zeigt übrigens die peripherische Region der Ganglienzelle in verschiedenen Fällen ein verschiedenes Verhalten, indem sie bald mehr bald weniger der peripherischen Nervensubstanz sich annähert. So werden z. B. die durch die Ganglienzellen der Hinterhörner nach oben geleiteten sensibeln Erregungen sichtlich weniger verändert als die ausserdem durch die Ganglienzellen der Vorderhörner vermittelten Reflexerregungen. Es mag sein, dass diese Unterschiede durch die Zahl centraler Zellen, welche die Reizung durchlaufen muss, bedingt sind. Es ist aber auch denkbar, dass zwischen denjenigen Gebieten der Ganglienzelle, welche wir centrale und peripherische Region genannt haben, ein allmäliger Uebergang stattfindet, und dass gewisse Fasern in mittleren Regionen endigen, in welchen zwar die Hemmung keine vollständige, aber doch die Fortpflanzung der Reizung erschwert ist.

Jene eigenthümliche Steigerung der Reflexreizbarkeit, welche durch wiederholte Reize oder durch Giftwirkungen herbeigeführt wird, lässt nun so sich deuten, dass in Folge dieser Einflüsse die einmal ausgelöste

positive Moleculararbeit nicht mehr oder unvollständiger als gewöhnlich wieder in negative zurückverwandelt werden kann. In Folge dessen häuft sie so lange sich an, bis Erregung entsteht. Die genannten Einwirkungen hindern also die Restitution der Gangliensubstanz, und sie machen es dadurch verhältnissmässig schwachen äusseren Anstössen möglich eine rasch um sich greifende Zersetzung herbeizuführen, in Folge deren die vorräthigen Kräfte in kurzer Zeit erschöpft werden.

Die Erscheinungen der wechselseitigen Hemmung solcher Erregungen, die von verschiedenen Seiten her den nämlichen Ganglienzellen zugeführt werden, sowie die Thatsache, dass durch gewisse Zellen die Reizung nur in einer Richtung sich fortpflanzt, in der entgegengesetzten aber gehemmt wird, machen endlich noch folgende Annahmen nöthig. Reizungen, welche die centrale Region einer Ganglienzelle ergreifen, führen eine Fortpflanzung der hier stattfindenden Molecularvorgänge auf die peripherische Region herbei; ebenso bedingen Reizungen, welche die peripherische Region treffen, eine Ausbreitung der hier ausgelösten Form der Molecularbewegung über die centrale Region. Die innere Wahrscheinlichkeit dieses Satzes erhellt aus der bekannten Thatsache, dass alle chemischen Vorgänge, bei denen der Gleichgewichtszustand complexer Molecüle einmal gestört worden ist, gleichsam eine Tendenz zu ihrer Ausbreitung in sich tragen. Die Explosion der kleinsten Menge von Chlorstickstoff genügt, um viele Pfunde dieser Substanz zu zersetzen, und ein einziger glühender Span kann das Holz eines ganzen Waldes verbrennen. Im vorliegenden Fall könnte nur darin eine Schwierigkeit zu liegen scheinen, dass jedesmal je nach der Richtung über eine und dieselbe Masse entgegengesetzte Molecularvorgänge sich ausbreiten. Aber wir müssen erwägen, dass diese Vorgänge in jeder Region der Zelle fortwährend neben einander bestehen, und dass, wie schon der fortwährende Austausch der Stoffe verlangt, zwischen beiden Regionen ein continuirlicher und allmäliger Uebergang stattfindet. Es mag hier wieder an das Beispiel des durch den constanten Strom veränderten Nerven erinnert werden. Im Bereich der Anode überwiegen hemmende, im Bereich der Kathode erregende Molecularprocesse. Aber durch Prüfungsreize von verschiedener Stärke lässt sich nachweisen, dass an der Anode nicht nur die Hemmung, sondern auch die Erregung gesteigert ist, und anderseits pflanzt sich der hemmende Vorgang bei wachsender Stromstärke bis zur Kathode und noch über dieselbe hinaus fort. (Vgl. S. 248 f.)

Aehnlich nun, müssen wir uns vorstellen, breiten sich in der Ganglienzelle die Molecularvorgänge aus. Wird also durch einen der centralen Region zugeführten Reiz hier verstärkte negative Moleculararbeit ausgelöst,

so ergreift dieser Vorgang auch die peripherische Region; umgekehrt, wenn in dieser durch den Reiz die positive Moleculararbeit so anwächst, dass Erregung entsteht, so zieht die letztere die centrale Region in Mitleidenschaft. So können wir uns z. B. das Verhalten der Ganglienzellen in den Hinter- und Vorderhörnern des Rückenmarks zu den ein- und austretenden Fasern durch die Fig. 77 veranschaulichen. *M* soll eine Zelle des Vorderhorns, *S* eine solche des Hinterhorns bedeuten. *c* und *c'* seien die centralen, *p* und *p'* die peripherischen Regionen derselben. In der Vorderhälfte des Marks kann die Reizung nur von *m'* nach *m*, innerhalb der hinteren Hälfte nur von *s* nach *s'* sich fortpflanzen, der von *m* oder *s'* ausgehende Reiz dagegen wird in *c*, *c'* gehemmt. Eine Uebertragung der Reizung zwischen *S* und *M* aber kann nur in der Richtung von *S* nach *M* stattfinden, nicht umgekehrt, weil der bei *m* einwirkende Reiz in *c* erlischt, der bei *m'* einwirkende kann zwar bis *c'* geleitet werden, muss aber hier ein Ende finden, weil, wie wir voraussetzen, die centrale Region einer Zelle immer nur von ihrer eigenen peripherischen Region aus in die Molecularbewegung der Erregung versetzt werden kann. Endlich muss die von *s* ausgehende Reflexerregung durch eine bei *s'* einwirkende Reizung gehemmt werden, weil die in *c'* entstehende Molecularbewegung der Hemmung auf die peripherische Region sich auszubreiten strebt, wodurch die hier beginnende Erregung ganz oder theilweise aufgehoben wird.

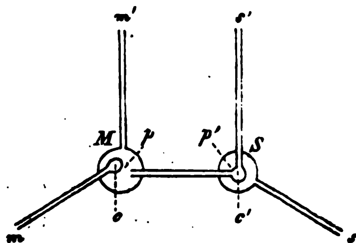


Fig. 77.

Die Reizerfolge peripherischer Ganglien, wie des Herzens, der Blutgefässe, des Darmes, ordnen sich ungezwungen diesen Gesichtspunkten unter. Ob die Reizung der zu solchen Ganglien tretenden Nerven Erregung oder Hemmung zur Folge hat, wird ebenfalls von ihrer Verbindungsweise mit den Ganglienzellen abhängen. Die Hemmungsfasern des Herzens werden also z. B. in der centralen, die Beschleunigungsfasern in der peripherischen Region der Ganglienzellen dieses Organs endigen; verschiedene Apparate für beide Vorgänge anzunehmen, ist nicht erforderlich. Modificirt wird der Erfolg der Reizung nur dadurch, dass jene Ganglien sich gleichzeitig in einer fortwährenden automatischen Reizung befinden, so dass die von aussen herzutretenden Nerven nur regulatorisch auf die Bewegungen wirken. Uebrigens zeigen auch hier die Ganglienzellen die Eigenschaft der Ansammlung und Summation der Reize. Starke Erregung der Hemmungsnerven des Herzens verursacht zwar nach sehr kurzer Zeit Herzstillstand, bei etwas schwächeren Reizungen tritt aber dieser erst nach

mehreren Herzschlägen ein. Noch deutlicher ist dieselbe Erscheinung bei den Beschleunigungsnerven, wo regelmässig mehrere Secunden nach Beginn der Reizung verfliessen, bis eine merkliche Beschleunigung eintritt. Anderseits wirkt aber auch der Reiz, nachdem er aufgehört hat, immer noch längere Zeit nach, indem das Herz erst allmälig zu seiner früheren Schlagfolge zurückkehrt.

In diesen peripherischen Centraltheilen sind die Verhältnisse offenbar noch viel einfacher, theils weil die Ganglienzellen weniger complicirte Verbindungen mit einander eingehen, theils weil in Folge der einfacheren Structurbedingungen eine gewisse Veränderlichkeit der functionellen Eigenschaften hinwegfällt, die beim Gehirn und Rückenmark zu erkennen ist. In diesen Centralorganen können nämlich, wie die Erscheinungen der stellvertretenden Function und der Uebung zeigen, die Leitungsbedingungen unter Umständen ausserordentlich wechseln. Wenn in gewissen Theilen des Centralorgans die Hauptbahn unterbrochen wird, so kann irgend ein anderer, bisher untergeordneter Leitungsweg zur Hauptbahn sich ausbilden [1]. Ebenso lehren die Einflüsse der Uebung, dass combinirte Bewegungen, deren erste Ausführung schwierig und nur unter steter Controle des Willens möglich war, allmälig immer leichter und zuletzt vollkommen unwillkürlich ausgeführt werden. In allen diesen Fällen handelt es sich aber um Leitungen, welche zum Theil auch durch Ganglienzellen, die in den Verlauf von Nervenfasern eingeschoben sind, vermittelt werden. Es beweisen demnach die in Rede stehenden Erscheinungen, dass, wenn ein Erregungsvorgang durch eine Ganglienzelle in bestimmter Richtung häufig geleitet wird, hierdurch diese Richtung auch bei künftigen Reizungen, welche die nämliche Zelle treffen, vorzugsweise zur Leitung disponirt wird. In die Ausdrücke der oben entwickelten Hypothese übersetzt würde dies bedeuten, dass die oft wiederholte Leitung in einer bestimmten Richtung auf dem der letzteren entsprechenden Weg mehr und mehr der centralen Substanz die der peripherischen Region-eigenthümliche Beschaffenheit verleiht. Eine derartige Umwandlung steht nun in der That durchaus im Einklang mit den allgemeinen Gesetzen der Reizung. Schon im peripherischen Nerven nehmen, wenn ein Reiz wiederholt denselben trifft, die hemmenden Kräfte immer mehr ab: zunächst, so lange die Leistungsfähigkeit nicht erschöpft wird, steigt daher die Reizbarkeit mit oft wiederholter Reizung. Die letztere führt also allgemein eine Veränderung der Nervensubstanz mit sich, wobei diese die Eigenschaft einbüsst, jene mit der Restitution der inneren Kräfte verbundene hemmende Wirkung auszuüben, welche vorzugsweise

1) Vgl. S. 102. 135.

den centralen Elementartheilen zukommt. Hierin findet das früher hervorgehobene Princip der Uebung seine nähere Erläuterung[1]. Da aber dieses zugleich die zwei für die centralen Functionen wichtigsten Principien, das Gesetz der Localisation und das Gesetz der Stellvertretung, in sich schliesst, so bilden die hier erörterten mechanischen Eigenschaften der Nervensubstanz die Grundlage für unsere Erkenntniss aller einzelnen Leistungen und Erscheinungen der Centralorgane.

Unsere Betrachtung hat begonnen mit der Thatsache, dass die psychischen Lebensäusserungen seit der frühesten Differenzirung der Functionen an die physiologischen Leistungen des Nervensystems gebunden sind. Die Mechanik der Nervenelemente hat uns nun die allgemeine Erklärung dieses Satzes geliefert. In den Ganglienzellen sammelt der Thierkörper vorzugsweise vorräthige Arbeit, die zu künftiger Verwendung bereit liegt. Der Reichthum dieses Vorraths und die Form seiner Aufsammlung wird bestimmt theils durch die ursprüngliche Bildung des Nervensystems, die Erbschaft früherer Geschlechter, theils durch die Einwirkungsart der von aussen auf dasselbe einströmenden Sinnesreize. Die letzteren können ebenfalls entweder in den Centraltheilen latent werden, indem sie lediglich innere Vorgänge auslösen, oder sie können unmittelbar in äussere Arbeit, in Erregung der Nerven und Muskeln sich umsetzen, Vorgänge, die ihrerseits wieder gleich den Sinnesreizen nach innen zurückwirken. So steht jene Centralstätte der physiologischen Leistungen unter dem fortwährenden verändernden Einfluss äusserer Begegnungen. Die zwei Grundeigenschaften des Nervensystems aber, äussere Eindrücke aufzunehmen, um in seiner eigenen inneren Anlage durch dieselben mitbestimmt zu werden, und aufgesammelten Arbeitsvorrath theils unter dem unmittelbaren theils unter dem fortwirkenden Einfluss äusserer Eindrücke in Bewegungen umzusetzen: diese zwei Eigenschaften sind es, auf welche die beiden psychologischen Grundfunctionen, die Sinnesvorstellung und die spontane Bewegung, zurückweisen, deren specieller Betrachtung wir in den folgenden Abschnitten uns zuwenden.

---

1) Vgl. S. 225.

Zweiter Abschnitt.

Von den Empfindungen.

Siebentes Capitel.

Entstehung und allgemeine Eigenschaften der Empfindungen.

1. Begriff der Empfindung.

Als Empfindungen sollen in der folgenden Darstellung diejenigen Zustände unseres Bewusstseins bezeichnet werden, welche sich nicht in einfachere Bestandtheile zerlegen lassen. Die mehr oder weniger zusammengesetzten Gebilde dagegen, zu denen sich stets die Empfindungen in unserm Bewusstsein verbinden, belegen wir mit dem Namen der Vorstellungen.

Der in diesem Sinne festgestellte Begriff der Empfindung ist lediglich aus den Bedürfnissen der psychologischen Analyse hervorgegangen. Isolirt ist uns die einfache Empfindung niemals gegeben, sondern sie ist das Resultat einer Abstraction, zu welcher wir unmittelbar durch die zusammengesetzte Natur aller innern Erfahrungen genöthigt werden. Aehnlich wie die Chemie die Untersuchung der Elemente der Betrachtung ihrer Verbindungen voranstellt, so muss die Psychologie nothwendig die Kenntniss der Empfindungen bei der Analyse aller psychischen Erscheinungen voraussetzen. Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Fällen besteht jedoch darin, dass die meisten chemischen Elemente zugleich isolirt vorkommen und daher unmittelbar der Untersuchung gegeben sind, während uns die elementaren Empfindungen durchaus nur aus den Verbindungen, die sie mit einander eingehen, bekannt sind. Aus diesem Grunde ist die Frage, welche Elemente der inneren Wahrnehmung wirklich als unzerlegbare anzusehen seien, einigermassen dem Streite ausgesetzt. Jede

Empfindung hat gewisse Eigenschaften, in welchen der Grund ihrer Unterscheidung von andern Empfindungen liegen muss. Verschiedene Empfindungen unterscheiden sich entweder durch ihre Qualität, oder bei übereinstimmender Qualität kann ihre Intensität verschieden sein. Beide Eigenschaften sind aber nicht getrennt von einander zu denken. Die Qualität muss eine gewisse Intensität besitzen, damit sie überhaupt empfindbar sei, und die Intensität muss auf irgend eine Qualität sich beziehen.

Zweifelhafter verhält es sich mit einer dritten Eigenschaft der Empfindung, welche man als den Gefühlston derselben bezeichnen kann. Unbestritten ist es, dass zahlreiche Empfindungen uns angenehm oder unangenehm erregen. Wir unterscheiden daher Lust- und Unlustgefühle der Empfindung. Bald bezweifelt man nun aber, dass alle Empfindungen von Gefühlen begleitet seien, bald bestreitet man umgekehrt, dass jedes Gefühl an eine Empfindung gebunden sein müsse. Im ersten Fall spricht man von gefühlsfreien Empfindungen, im zweiten setzt man empfindungsfreie Gefühle voraus. Es kann später erst auf diese Streitpunkte eingegangen werden; vorläufig sei daher nur folgendes bemerkt. Die Existenz gefühlsfreier Empfindungen hindert offenbar nicht, den Gefühlston als eine regelmässige Eigenschaft der Empfindung vorauszusetzen, sobald man erwägt, dass Lust und Unlust entgegengesetzte Zustände sind, deren jeder in seiner Stärke stetig sich abstuft, und die durch einen Indifferenzpunkt in einander übergehen. Diese gesetzmässige Beziehung enthält eben an und für sich schon die Thatsache, dass in einzelnen Fällen der Gefühlston null oder verschwindend klein ist. Die Annahme empfindungsfreier Gefühle aber dürfte nur auf einer veränderten Definition der Begriffe Empfindung und Gefühl beruhen und daher eine thatsächliche Bedeutung nicht besitzen. Bei dieser Annahme verlegt man nämlich die Qualität und Stärke der Empfindung unmittelbar in das Gefühl. Der Unterschied liegt also nur darin, dass man hier die gefühlsstarken Empfindungen nicht Empfindungen sondern Gefühle nennt. Dem gegenüber schliesst die Unterscheidung jener drei Eigenschaften die Voraussetzung ein, dass dieselben zwar in keiner Weise jemals getrennt von einander vorkommen können, dass ihre Trennung aber eine durch den Wechsel der Empfindungen nothwendig werdende Abstraction ist.

Hierin unterscheidet sich wesentlich eine vierte Eigenschaft, die man zuweilen noch der Empfindung beigelegt hat, nämlich die locale Beziehung derselben. Sie findet sich allein als regelmässiger Bestandtheil der Tast- und Gesichtsempfindungen; mit den übrigen Sinnesempfindungen verbindet sie sich nur dann, wenn denselben Tast- oder Gesichtsvorstellungen beigemengt sind. Bei den Tast- und Gesichtsempfindungen aber wird durch die locale Beziehung offenbar zugleich die Verknüpfung einer

grösseren Zahl von Empfindungen ermöglicht. Aus diesem Grunde wird dieselbe, ebenso gut wie die zeitliche Ordnung der Empfindungen, erst dem Gebiet der Vorstellungsbildung zuzurechnen sein. In der That werden wir sehen, dass die Vorgänge der letzteren zu einem grössern Theil gerade in diesen räumlichen und zeitlichen Verknüpfungen der Empfindungen bestehen. Hiernach betrachten wir Qualität, Intensität und Gefühlston als die einzigen Bestandtheile der reinen Empfindung. Die Frage aber, in welcher Beziehung diese drei Bestandtheile zu einander stehen, wird erst am Schlusse der speciellen Untersuchung der Empfindungen zu beantworten sein.

2. Physische Bedingungen der Empfindung.

Die physischen Bedingungen der Empfindung bezeichnen wir als die Empfindungsreize. Sie sind entweder äussere Vorgänge, welche auf die der Aussenwelt zugekehrten Sinnesorgane einwirken, oder Zustandsänderungen, welche im Organismus selbst entstehen. Man unterscheidet daher äussere und innere Empfindungsreize. Auch in den Sinnesorganen können sich innere Reize entwickeln, welche in den Structurbedingungen oder in Zustandsänderungen der Organe ihre Ursache haben. Aber solche innere Reize, wie sie z. B. in Auge und Ohr durch den Druck, welchem die empfindenden Flächen ausgesetzt sind, in der Haut durch die wechselnde Erfüllung mit Blut und die damit verbundene Temperaturänderung entstehen, sind hier von untergeordneter Bedeutung. Andere Organe dagegen sind ausschliesslich inneren Reizen zugänglich. Hierher gehören im allgemeinen alle diejenigen Theile des Körpers, welche durch ihre Lage directen äusseren Einwirkungen entzogen sind. Durchweg ist die Reizbarkeit dieser innern Organe eine stumpfere, es entstehen in ihnen entweder überhaupt nur unter abnormen Verhältnissen, in Folge pathologischer Reize, deutliche Empfindungen, oder die im normalen Zustand der Organe vorhandenen sind so schwach, dass sie der Beobachtung um so leichter entgehen, als sie in ihrer Qualität und Intensität wenig verschieden sind. Wir fassen alle diese Empfindungen innerer Theile unter dem Namen der Gemeinempfindungen zusammen, weil von ihnen hauptsächlich das sinnlich bestimmte subjective Befinden oder das Gemeingefühl des Körpers abhängt.

Unter den Empfindungen aus innerer Reizung nehmen diejenigen, welche in den nervösen Centralorganen entstehen, eine wichtige Stelle ein. Sie werden nicht an den Orten der Reizung localisirt, sondern stets in diejenigen peripherischen Organe verlegt, welche mit den betreffenden Centraltheilen in leitender Verbindung stehen. In diese Classe ge-

hören sehr verschiedenartige Empfindungen, die wir im allgemeinen in *drei* Gruppen sondern können. Eine *erste* umfasst Empfindungen, die als Regulatoren gewisser vegetativer Verrichtungen dienen, wie das Gefühl des Athembedürfnisses in seinen verschiedenen Graden, das Hunger- und Durstgefühl. Sie bilden einen wesentlichen Bestandtheil des Gemeingefühls. Mit diesen peripherisch localisirten Empfindungen aus centraler Reizung pflegen solche, die aus der Erregung der peripherischen Organe selbst entspringen, in untrennbarer Weise sich zu verbinden. Eine *zweite* Gruppe bilden jene Empfindungen, welche an die Bewegungen der willkürlichen Muskeln geknüpft sind, die *Bewegungsempfindungen*. Die wichtige Rolle, welche dieselben bei der Bildung der durch die äusseren Sinne vermittelten Vorstellungen spielen, bringt sie zu den eigentlichen Sinnesempfindungen in nahe Beziehung. Auch sie sind gemischten Ursprungs, indem sich bei ihnen Empfindungen, die in dem Contractionszustand der Muskeln ihre Quelle haben, mit centralen Innervationsempfindungen verbinden. Als eine *dritte* Gruppe centraler Empfindungen sind endlich diejenigen zu unterscheiden, welche in der Reizung solcher centraler Sinnesflächen ihre Ursache haben, die den peripherischen Gebieten der äusseren Sinnesorgane zugeordnet sind. Dieselben können auf doppelte Weise entstehen: entweder durch die allgemeinen Gesetze der Wechselwirkung der Vorstellungen, als Bestandtheile reproducirter Vorstellungen, oder in Folge unmittelbarer physiologischer Erregung der Centraltheile durch die in Cap. V (S. 179) erörterten automatischen Reize, als Bestandtheile der Hallucinationen und Traumvorstellungen. Diese beiden Formen der Empfindung, die mit einander verwandt sind und zuweilen in einander übergehen, wollen wir, da sie den eigentlichen Sinnesempfindungen am nächsten stehen und oft nicht von denselben unterschieden werden können, als *centrale Sinnesempfindungen* bezeichnen. Sie beruhen auf der unmittelbaren Reizung jener centralen Sinnesflächen, in welchen die Fasern der Sinnesnerven schliesslich ausstrahlen [1].

Die äussern Vorgänge, welche als Reize auf unsere Sinnesorgane einwirkend die *Sinnesempfindung* hervorrufen, sind *Bewegungen*. Doch besitzen nur bestimmte Bewegungsvorgänge die Eigenschaft der

1) Nach ihrem physischen Ursprung können demnach alle Empfindungen folgendermassen classificirt werden:

Empfindungen aus peripherischer Reizung.		Empfindungen aus centraler Reizung.	
Peripherische Sinnesempfindungen.	Organempfindungen.	Innervationsempfindungen und centrale Gemeinempfindungen.	Centrale Sinnesempfindungen.
	Gemeinempfindungen.		

Sinnesreize, und unter diesen gibt es einzelne, die bloss auf bestimmte Sinnesorgane erregend wirken können. Man unterscheidet daher allgemeine und besondere Sinnesreize. So viel wir wissen, bringen vier Arten von Bewegung unter geeigneten Umständen von jedem Sinnesorgan aus Empfindung hervor: 1) mechanischer Druck oder Stoss, 2) Elektricitätsbewegungen, 3) Wärmeschwankungen und 4) chemische Einwirkungen. Jeder dieser Vorgänge muss eine gewisse Intensität und Geschwindigkeit besitzen, wenn er zum Reize werden soll. Ihre reizende Eigenschaft verdanken aber die genannten Bewegungen höchst wahrscheinlich dem Umstande, dass sie direct in der Nervenfaser selbst den Reizungsvorgang auslösen; denn dieselben wirken nicht bloss auf die Sinnesorgane, sondern auch auf die Sinnesnerven sowie überhaupt auf alle, daher auch auf motorische, secretorische, Nerven als Reize. Hiervon unterscheiden sich die besonderen oder specifischen Sinnesreize dadurch, dass jeder derselben ein besonderes Sinnesorgan mit eigenthümlich ausgestatteten Endorganen zum Angriffspunkte hat. Aber nur für vier unter den fünf Sinnesorganen gibt es solche specifische Sinnesreize: für das Gehörorgan ist dies der Schall, für das Auge das Licht, für Geschmacks- und Geruchsorgan chemische Einwirkungen, welche bei dem einen von Flüssigkeiten, bei dem andern von gasförmigen Stoffen ausgehen müssen. Zwar gehört die chemische Einwirkung auch zu den allgemeinen Nervenreizen, aber um in so geringer Intensität zu wirken, wie auf die Geschmacks- und Geruchsschleimhaut, bedarf sie besonderer Endorgane. Unter diesen speciellen Bedingungen wird sie daher zum specifischen Sinnesreiz. Auch die allgemeinen Nervenreize erzeugen übrigens Empfindungen, welche den durch die specifischen Sinnesreize ausgelösten gleichen. So beobachtet man namentlich bei mechanischer oder elektrischer Reizung des Seh- und Hörnerven Licht- und Schallempfindung. In Bezug auf die chemische und thermische Reizung ist dies allerdings wegen der schwierigen Anwendungsweise der Reize nicht dargethan; ebenso fehlt in Bezug auf die Geruchs- und Geschmacksnerven die entsprechende Nachweisung. Indem man aber auch hier die Reaction auf jeden Reiz in der dem Nerven eigenthümlichen Sinnesqualität immerhin für höchst wahrscheinlich halten kann, spricht man jedem dieser Sinnesnerven und Sinnesorgane eine specifische Sinnesenergie zu, worunter man die Thatsache versteht, dass die Erregung eines der vier genannten Organe oder der mit denselben zusammenhängenden Nervenfasern durch irgend einen Reiz eine besondere, nur dem betreffenden Organe eigenthümliche und mit keiner Empfindung eines andern Organs vergleichbare Beschaffenheit der Empfindung erzeugt. In diesem Sinne aufgefasst drückt der Satz von der specifischen Energie eine nicht bestreitbare Thatsache der Erfahrung aus. Solches ist nicht

mehr der Fall, wenn man damit die Annahme verbindet, die Verschiedenheit der Empfindung sei durch specifisch verschiedene physiologische Eigenschaften der Sinnesnerven verursacht, eine Annahme, welche der vorzugsweise durch J. Müller ausgebildeten Lehre von den specifischen Energieen zu Grunde liegt[1]. Eine unter den fünf Sinnesflächen des Körpers, und zwar die ausgebreitetste, die äussere Haut oder das Tastorgan, nimmt insofern eine abgesonderte Stellung ein, als es für dieselbe specifische Sinnesreize nicht gibt. Zwar ist das Tastorgan für zwei der allgemeinen Nervenreize, für Druck und Wärmeschwankungen, vorzugsweise empfindlich; aber dies kann sehr leicht durch eine freiere, an vielen Stellen mittelst besonderer Vorrichtungen den Druckreizen zugänglichere Lage der Endverzweigungen bedingt sein. Die Druck- und Wärmeempfindungen der äusseren Haut sind überdies den Organempfindungen verwandt. Auch diese besitzen den Charakter unbestimmter Druck- und Wärmeempfindungen, und bei grösserer Intensität gleichen sie den Schmerzempfindungen des Tastorgans. Wegen dieser Beziehungen werden die Tast- und Gemeinempfindungen unter der Bezeichnung des G e f ü h l s s i n n e s zusammengefasst[2], ein Ausdruck, der ausserdem auf die Intensität des Gefühlstones dieser Empfindungen hinweist.

An den Sinnesreizen unterscheiden wir, wie an jedem Bewegungsvorgang, F o r m und S t ä r k e der Bewegungen. Von der Form der Bewegung ist die Q u a l i t ä t, von der Stärke die I n t e n s i t ä t der Empfindung abhängig, während der G e f ü h l s t o n sowohl von der Qualität wie von der Intensität der Empfindung, mittelbar also von der Form und Stärke der Reize gleichzeitig bestimmt wird. Den grösseren Unterschieden in der Form der Reizung entsprechen v e r s c h i e d e n a r t i g e oder d i s p a r a t e, den geringeren g l e i c h a r t i g e Empfindungen. Allgemein nennen wir disparat solche Empfindungen, zwischen denen keine stetigen Uebergänge vorkommen, und die daher für uns unvergleichbar sind. Disparat sind daher die Empfindungen verschiedener Sinne, wie Licht-, Schall-, Geschmacksempfindungen. Dagegen sind die Empfindungen je eines einzelnen Sinnes meistens gleichartig, insofern man durch stetige Abstufungen des Reizes von jeder beliebigen Empfindung zu jeder beliebigen andern in continuirlichem Uebergange gelangen kann. Nur der allgemeine Sinn, der Gefühlssinn, besitzt zwei verschiedenartige Empfindungsqualitäten, die Druck- und die Temperaturempfindungen, daher man ihn wieder in einen D r u c k- und T e m p e r a t u r s i n n zerlegen kann. Die äussere Bedingung dieser Verhältnisse liegt theils in der Beschaffenheit der Sinnes-

---

1) Vgl. Cap. V, S. 213 f. und unten No. 4.

2) J. Müller, Handbuch der Physiologie, Bd. II. Coblenz 1840, S. 275.

reize theils in der verschiedenartigen Structur der Sinnesorgane. Unter den vielgestaltigen Bewegungsformen der äusseren Natur ist nur eine beschränkte Zahl im Stande auf unsere Sinnesorgane zu wirken. Die Reize eines jeden Sinnes bilden eine stetige Stufenfolge und erfüllen daher die für die Gleichartigkeit der Empfindungen erforderliche Bedingung; zwischen den Reizformen der verschiedenen Sinne finden sich dagegen im allgemeinen keinerlei stetige Uebergänge, sondern es bleiben zwischenliegende Bewegungsformen, durch welche unsere Sinnesorgane nicht erregt werden.

Am deutlichsten lassen sich diese Verhältnisse bei denjenigen Sinnesreizen verfolgen, welche in schwingenden Bewegungen bestehen. Bei jeder schwingenden Bewegung können wir die Weite und die Form der Schwingungen unterscheiden. Unter der Schwingungsweite (Amplitude) versteht man die Raumentfernung, um welche sich das Bewegliche bei jeder Schwingung aus seiner Gleichgewichtslage entfernt, unter der Schwingungsform die Curve, welche es während einer gegebenen Zeit im Raume beschreibt. Die Schwingungsform kann entweder eine periodische oder eine aperiodische sein. Periodisch ist eine Bewegung, die sich nach gleichen Zeitabschnitten immer genau in derselben Weise wiederholt; ist dies nicht der Fall, so nennt man die Bewegung aperiodisch. So ist z. B. Fig. 78 *A* eine aperiodische, *B* bis *D* sind periodische Schwingungen. Zwei periodische Schwingungsformen können entweder nur dadurch von einander abweichen, dass bei sonst übereinstimmender Gestalt der Schwingungscurve nur die Geschwindigkeit der Schwingungen eine verschiedene ist, oder es kann die Geschwindigkeit übereinstimmen und die Gestalt der Curve abweichen, oder endlich es kann beides, Geschwindigkeit der Periode und Gestalt der Curve, verschieden sein. In *B* bis *D* sind diese verschiedenen Fälle dargestellt. Die beiden Curven in *B* stimmen in ihrer Form überein, aber bei der punktirten Curve

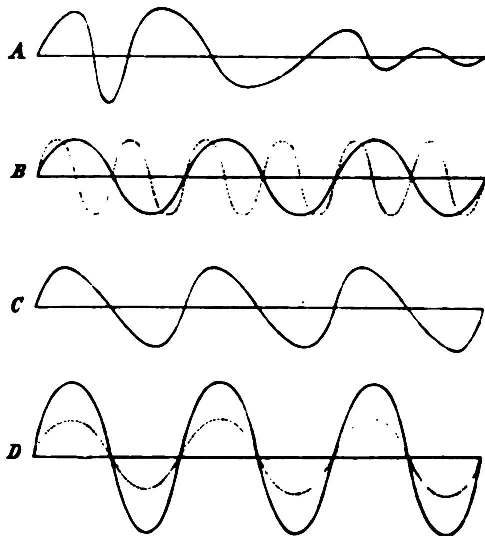


Fig. 78.

wiederholen sich die Perioden doppelt so schnell als bei der ausgezogenen. Mit der letzteren stimmt die Curve *C* hinsichtlich der Geschwindigkeit der Perioden überein, aber die sonstige Form weicht ab, von der punktirten Linie *B* unterscheidet sich *C* in beiden Beziehungen. Die Fig. *D* veranschaulicht endlich auch noch das Verhältniss von Schwingungsweite und Schwingungsform. Die beiden Curven stimmen nämlich sowohl in der Geschwindigkeit der Perioden wie in der Form überein, aber die punktirte Curve hat eine geringere Schwingungsweite. Die Schwingungsweite entspricht der Intensität, die Schwingungsform der Qualität der Empfindung. Die wichtigsten Unterschiede der Schwingungsform bestehen in der verschiedenen Geschwindigkeit oder Wellenlänge der Schwingungen. Auf der letzteren beruhen zugleich die Hauptunterschiede der Empfindungsqualität. Schwingungen zwischen 16 und 36 000 in der Secunde empfinden wir als Töne, solche zwischen 450 und 785 Billionen als Licht oder Farbe. Zwischen beide schieben sich die Temperaturempfindungen ein, die noch über die untere Grenze der Lichtempfindungen herüberreichen, aber erst weit über der oberen Grenze der Schallschwingungen beginnen.

Die äusseren Bewegungsformen, welche wir als die physikalischen Sinnesreize bezeichnen, erregen die Empfindung durch das Mittelglied einer innern Bewegung in den Sinnesapparaten, durch die physiologische Sinnesreizung. Nur solche Bewegungen in der äussern Natur sind Sinnesreize, denen in irgend einem Sinnesorgan Einrichtungen entsprechen, welche eine Uebertragung der Bewegung, eine Umwandlung des physikalischen in einen physiologischen Reiz gestatten. Bei dieser Umwandlung kann nun eine mehr oder minder bedeutende Transformation der Bewegungen stattfinden. Da wir von den Vorgängen der physiologischen Sinnesreizung, zu denen im weiteren Sinne auch die Erregungsvorgänge in den Sinnesnerven und in den sensorischen Centralorganen gehören, erst eine verhältnissmässig geringe Kenntniss besitzen, so sind wir noch nicht im Stande die Art dieser Transformation im einzelnen genau anzugeben. Nur aus dem zeitlichen Verlauf der Erregungen vermögen wir einige Rückschlüsse zu machen, insofern wir wohl annehmen dürfen, dass in solchen Fällen, wo dieser Verlauf mit demjenigen der äusseren physikalischen Reize annähernd übereinstimmt, die Transformation eine geringere sein werde als in jenen Fällen, in denen eine derartige Uebereinstimmung nicht existirt. In dieser Beziehung lassen sich alle Sinnesempfindungen in zwei Hauptclassen bringen:

1) in die Empfindungen der mechanischen Sinne; so bezeichnen wir diejenigen Sinne, bei denen die physiologische Erregung in ihrem zeitlichen Verlauf ein ziemlich treues Abbild der äussern mechanischen

Bewegung ist, welche auf die Endapparate der Sinnesorgane einwirkt: Drucksinn, Gehörssinn;

2) in die Empfindungen der chemischen Sinne; so wollen wir diejenigen Sinne nennen, bei denen keinerlei Correspondenz zwischen der physikalischen und physiologischen Reizform existirt, und wo daher eine tiefer greifende chemische Transformation wahrscheinlich ist: Temperatursinn, Geruchs- und Geschmackssinn, Gesichtssinn.

Durch diese Bezeichnungen soll nicht ausgeschlossen sein, dass nicht auch bei den mechanischen Sinnen chemische Vorgänge sich an der physiologischen Reizung betheiligen. Einen principiellen Unterschied bezeichnen ja die Ausdrücke mechanisch und chemisch ohnehin nicht, da auch die chemischen Vorgänge schliesslich als Bewegungsvorgänge aufzufassen sind. Insbesondere aber die Reizungsvorgänge in den Sinnesnerven und Sinnescentren sind, wie wir in Cap. VI gesehen haben, höchst wahrscheinlich durchgängig chemische Processe. Zunächst soll also jene Unterscheidung nur andeuten, inwiefern die mechanischen Eigenschaften der äussern Reizform noch bei der physiologischen Reizung erhalten bleiben oder nicht. Daneben weisen aber allerdings auch die Structurverhältnisse einzelner Sinnesorgane, namentlich des Hör- und Sehorgans, darauf hin, dass bei den mechanischen Sinnen der äussere Sinnesapparat die physikalische Bewegung in möglichst unveränderter Form auf die Sinnesnerven überträgt, während bei den chemischen Sinnen schon in den Sinnesepithelien eine Umwandlung in chemische Molecularbewegungen stattfindet. Den Unterschieden der äusseren Sinnesorgane sind daher jene Bezeichnungen hauptsächlich entnommen, indem wir auf dieselben die Ansicht gründen, dass bei den mechanischen Sinnen das äussere Sinnesorgan eine mechanische, bei den chemischen Sinnen dagegen eine chemische Leistung vollführt.

3. Entwicklung der Sinnesfunctionen.

Unsere Kenntniss der Sinnesfunctionen im Thierreich stützt sich hauptsächlich auf die anatomische Vergleichung der äussern Sinnesapparate, nur zu einem sehr geringen Theil auf die Beobachtung des Verhaltens der Thiere gegenüber den Sinnesreizen. Jene Vergleichung lässt aber keinen Zweifel daran zu, dass die Empfindungen der höheren Organismen aus einer Differenzirung ursprünglich gleichförmiger Sinneserregungen hervorgehen. Die Functionen des Gefühlssinns, die Tast-, Temperatur- und Gemeinempfindungen, erscheinen hierbei als der gemeinsame Ausgangspunkt der Entwicklung. Schon früher wurde bemerkt, dass bei jenen niedersten Wesen, deren Leibesmasse aus Protoplasma besteht, sichtlich diese con-

tractile Substanz zugleich der Sitz der Empfindungen ist (S. 24, Fig. 2). Bei der Gleichartigkeit des Protoplasmas werden hier die Empfindungen als höchst gleichförmige vorauszusetzen sein, und wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äusseren Reize, welche die Bewegungen des Protoplasmas anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen. Dies sind unter den normalen Lebensverhältnissen der Protozoen ausschliesslich die Druck- und Temperaturreize. Beide können nicht nur auf die Tastoberfläche des Thieres sondern auf dessen ganze Leibesmasse einwirken; die Tast- und Gemeinempfindungen scheinen also noch ungetrennt zu sein, wogegen Druck und Temperatur bei der grossen Verschiedenheit der Bewegungen, die sie am Protoplasma verursachen, hier schon zu disparaten Empfindungen Anlass geben dürften. Da die thermische Reizung sichtlich mit einer tiefer greifenden chemischen Veränderung der contractilen Substanz verbunden ist als die mechanische, so liegt es nahe in dieser doppelten Reizbarkeit des Protoplasmas die Grundlage zu vermuthen, von welcher die Entwicklung der mechanischen und der chemischen Sinne ausgeht. Auch chemische und elektrische Reize wirken auf die Protoplasmabewegungen ein. Doch gehören dieselben jedenfalls nicht zu den gewöhnlichen Lebensreizen, und es ist zweifelhaft, ob sie andere als Druck- und Temperaturempfindungen veranlassen. Am ehesten könnte man annehmen, dass chemische Veränderungen der umgebenden Flüssigkeit, welche die Diffusionsbedingungen für die oberflächlichen Schichten der contractilen Substanz verändern, in eigenthümlicher Weise empfunden werden, worin ein primitives Aequivalent für die spätere Entwicklung der Geschmacks- und Geruchsempfindungen zu sehen wäre. Das Licht wirkt bei den niedersten Protozoen wahrscheinlich nur als Wärme; doch lässt sich die Annahme nicht abweisen, dass die Pigmentflecken an der Körperoberfläche bei manchen Infusorien Vorrichtungen zum Behuf der Lichtabsorption darstellen, welche das umgebende Protoplasma für Licht empfindlicher machen und auf diese Weise als einfachste Sehorgane zu deuten sind.

Die aus der Beobachtung der niedersten Organismen gewonnene Anschauung, dass alle Sinnesempfindungen in dem Gefühlssinn ihre gemeinsame Grundlage haben, findet ihre Bestätigung durch die Entwicklungsgeschichte der Sinnesorgane. Die letztere zeigt, dass die specifischen Sinnesapparate von den niedersten Organismen bis herauf zu dem Menschen aus der äussern Körperbedeckung hervorgehen. Diese Entwicklung selbst lässt sich aber in zweierlei Vorgänge zerlegen: 1) in die Vervollkommnung des allgemeinen Tastorgans durch die Ausbildung besonderer Tastapparate, und 2) in die Ausbildung specifischer Sinneswerkzeuge. Durch die erste dieser Entwicklungen werden einzelne Theile des Tastorgans empfindlicher für die allgemeinen Tastreize, durch die zweite er-

fahren sie eine Metamorphose, in Folge deren besondere Empfindungsreize, Schall, Licht, Geschmacks- und Geruchsstoffe, auf die Endigungen der sensibeln Nerven erregend einwirken können.

Die Entwicklung von Tastapparaten beginnt mit der frühesten Differenzirung der organischen Substrate, und sie geht hier Hand in Hand mit der Ausbildung besonderer Bewegungswerkzeuge. Schon das Wimperkleid der Infusorien (Fig. 3, S. 25) haben wir als eine Umgestaltung des Protoplasmas aufzufassen, welche der Ortsbewegung und der Tastempfindung gleichzeitig dient. In zwei Momenten wird die Bedeutung der Wimpern als Tastorgane zu suchen sein, einerseits in der gewaltigen Vergrösserung der tastenden Oberfläche, anderseits in ihrer Eigenschaft als ausgestreckte Fühlwerkzeuge des Körpers zu dienen. Diese Umstände sind es, welche offenbar in der ganzen Reihe der Wirbellosen die Entwicklung solcher Tastapparate begünstigt haben, die als Auswüchse der äussern Körperbedeckung eine gewisse Wirkung in die Ferne ermöglichen. Bei entwickeltem Nervensystem sitzen dann diese Tastapparate immer zugleich an Stellen, die durch Nervenreichthum bevorzugt sind. Hierher gehören die eigenthümlichen Fangfäden und Saugfüsschen der Polypen, Quallen und Echinodermen, die bei den frei lebenden Würmern und Mollusken fast durchgängig an verschiedenen Stellen des Körpers, namentlich aber am Kopfende vorkommenden Fühler, endlich die an den Gliedmassen und Antennen der Arthropoden befindlichen Taststäbchen. Während die Cilien der Protozoen und zum Theil selbst noch die Fühlfäden der Cölenteraten die Function von Tast- und Bewegungswerkzeugen in sich vereinigen, besitzen die analogen Körperanhänge der höheren Wirbellosen durchaus nur die Bedeutung von Tastapparaten, und diese gewinnen, indem nun vorwiegend sensible Nerven an ihrer Basis sich ausbreiten, eine erhöhte Empfindlichkeit. So sind namentlich die Tentakel der Mollusken und Arthropoden in der Regel von ansehnlichen Nerven versorgt. Die Taststäbchen der Insekten sitzen auf eigenthümlichen Endzellen der sensibeln Nerven auf (Fig. 79). Hier sind wahrscheinlich diese Zellen allein die empfindlichen Theile, während die Taststäbchen selbst unempfindliche Verlängerungen sind, deren Bewegungen aber ihrer empfindlichen Basis sich mittheilen. Damit vollzieht sich schon der Uebergang zu den höher entwickelten Tastorganen, bei denen die empfindlichsten Theile nicht als Verlängerungen erscheinen, welche mit den äusseren Objecten in nächste Berührung kommen, sondern sich in der Gestalt besonderer Sinnesepithelzellen, in oder zwischen welchen die Tastnerven endigen, unter der Oberfläche der Haut verbergen. Wo besondere Bedürfnisse fühlerartige Verlängerungen des Tastorgans verlangen, da sind dann diese selbst

unempfindlich, stehen aber mit empfindlichen Nervenendigungen in Verbindung. Hierher gehören, als Gebilde, die völlig jenen Taststäbchen der Arthropoden analog sind, die Zähne, Haare, Nägel und andere hornartige Auswüchse der Oberhaut bei den höheren Thieren. Es sind dies Einrichtungen, welche als Verlängerungen des Tastorgans annähernd dasselbe leisten wie die Fühlfäden der Wirbellosen, bei denen aber dem Sinnesorgan selbst ein höheres Mass des Schutzes gewährt ist. Bei manchen im Zusammenhange mit dem Tastorgan stehenden Bildungen der Thiere kann man übrigens zweifelhaft sein, ob sie den gewöhnlichen Tastorganen zuzurechnen sind oder eigenthümliche Sinnesempfindungen ver-



Fig. 79. Nervenendigung mit Taststäbchen vom Rüssel einer Fliege. (Nach LEYDIG.) *n* Tastnerv. *g* Endzellen desselben. *s* Taststäbchen. *e* Feine Härchen der Cuticula.



Fig. 80. Becherförmige Organe aus der Gaumenschleimhaut der Schleihe. (Nach F. E. SCHULZE.) *n* Nervenbündel. *b* Becher.

mitteln, welche die besonderen Lebensbedingungen der sie besitzenden Thiere mit sich bringen. Unter dieser Voraussetzung hat man in der That becherförmige Gebilde, die in der Haut der Fische gefunden werden, als Organe eines s e c h s t e n Sinnes angesprochen (Fig. 80)[1]. Immerhin dürfte es wahrscheinlicher sein, dass diese Organe, denen ähnliche Vorrichtungen in der Haut mancher Würmer zu entsprechen scheinen, entweder den Tast- oder den Geschmacksapparaten zuzurechnen sind.

1) LEYDIG, Handbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857, S. 196 f. SCHULTZE, Archiv f. mikrosk. Anat. VI, S. 44 f.

Durchgängig bei in Wasser lebenden Thieren vorkommend mögen sie Empfindungen vermitteln, die entweder mit den Strömungen des Wassers oder mit dessen chemischer Beschaffenheit veränderlich sind.

Unter den specifischen Sinnesorganen sind es die Geschmacks- und Geruchswerkzeuge, deren morphologische Ausbildung am nächsten, wie es scheint, an diejenige der Tastapparate sich anschliesst. Wenn bei den Wirbellosen bis herauf zu den Arthropoden und Mollusken bestimmte Organe, die der Geschmacks- und Geruchsempfindung dienen, nicht nachzuweisen sind, so dürfte der Grund eben darin liegen, dass gewisse empfindlichere Tastwerkzeuge zugleich durch Geruchs- und Geschmackseindrücke in eigenthümlicher Weise erregt werden. Die weite Verbreitung der entsprechenden Empfindungen auch unter den Wirbellosen kann ja nach dem physiologischen Verhalten der Thiere nicht zweifelhaft sein. Die Auswahl unter den Nahrungsstoffen geschieht in den meisten Fällen sichtlich unter der Leitung des Geschmackssinns, bei der Erkennung der Nahrung aus der Ferne wirkt in der Regel der Geruchssinn mit. So deutet man denn in der That manche cilientragende Tastzellen der Wirbellosen oder gewisse vorzugsweise bei der Nahrungssuche betheiligte Tasthaare, wie sie bei den höheren Mollusken in der Nähe der Athmungsorgane, bei den Insekten an den Antennen vorkommen, als Geruchsorgane. Wo aber selbst der Beginn einer solchen Differenzirung noch nicht nachzuweisen ist, da dürften die mit hoher Tastempfindlichkeit begabten Fühlfäden der niederen Wirbellosen zugleich mehr als andere Stellen der Hautoberfläche chemischen Einwirkungen zugänglich sein und auf diese Weise als Riech- und Geschmacksorgane functioniren. Eine deutliche Scheidung dieser beiden in ihrer Leistung verwandten Organe vollzieht sich erst bei den Wirbelthieren. Auch in ihrer entwickeltsten Form bewahren aber diese Organe eine gewisse Verwandtschaft mit den Tastapparaten. Die Endigungen des Geruchsnerven entsprechen jener niedrigeren Bildung eines Tastorgans, wo dieses in der Form bewimperter oder stäbchenförmiger Fühler den Objecten zugekehrt ist: cilientragende oder stäbchenförmig verlängerte Zellen, in denen die Fasern des Sinnesnerven endigen, bilden bis zum Menschen herauf die wesentliche Einrichtung der Geruchsfläche (s. unten Fig. 94). Das Geschmacksorgan dagegen folgt der Bildung jener höher entwickelten Tastapparate, die sich unter der Hautoberfläche verbergen: die Zellen, in welchen der Geschmacksnerv endigt, liegen in becherförmigen Vertiefungen, die mit den oben erwähnten eigenthümlichen Seitenorganen der Fische (Fig. 80) eine gewisse Aehnlichkeit besitzen. (S. unten Fig. 95 u. 96.)

Unter den höheren Sinneswerkzeugen scheinen die **Hörorgane** in der Regel aus einer Umwandlung wimpertragender Theile der Körperbedeckung hervorzugehen. Da die Cilien leicht durch starke Schallerregungen in Schwingung versetzt werden, so wird schon bei den wimpertragenden Protozoen der Schall die Wirkung eines Tastreizes besitzen; auch mag auf der niedrigsten Entwicklungsstufe die Schallempfindung der Thiere selbst in ihrer Qualität der Tastempfindung noch nahe stehen. Jene Umwandlung besteht aber darin, dass eine Reihe wimpertragender Zellen in einer dicht unter der Körperbedeckung gelagerten Kapsel sich abschliesst, während in der Höhle der Kapsel ein geschichtetes Kalkconcrement, der sogenannte Otolith, sich ablagert, der nun durch die Schwingungen der Cilien bewegt wird (Fig. 81). Fast bei sämmtlichen Wirbellosen und zu . Theil noch bei den niedersten Wirbelthieren treten uns die Hörorgane in dieser Form entgegen. Seltener erscheinen wimperfreie Bläschen, die aber ebenfalls einen Otolithen enthalten, als unverkennbare Hörorgane: so bei manchen Mollusken und Würmern und selbst noch in der Classe der Fische bei den Cyclostomen[1]). Die Function des Otolithen besteht wahrscheinlich darin, dass er bei starken Schalleindrücken direct, bei schwachen durch die Bewegungen der Cilien in Vibrationen geräth, welche sich den Wänden der Otocyste und dadurch den Nervenenden mittheilen. Der Otolith ist so das einfache Vorbild der zum Theil sehr verwickelten Beschwerungsapparate, die wir in den Gehörorganen der höheren Thiere antreffen werden.

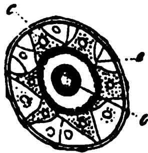


Fig. 81. Hörorgan einer Muschel (Cyclas). (Nach Leydig.) c Gehörkapsel. e Wimperzellen. O Otolith.

Ein einfaches Hörbläschen dieser Art dürfte jedoch nur in sehr geringem Masse zur Unterscheidung verschiedener Schalleindrücke befähigt sein. Ein wichtiger Fortschritt der Entwicklung besteht daher darin, dass an die Stelle der Wimpern stärkere haarförmige Fortsätze treten, welche in ihrer Länge und Masse beträchtlicher von einander abweichen. Solche Einrichtungen sind namentlich in den verschiedenen Ordnungen der Arthropoden nachzuweisen. Häufig finden sich dann zugleich statt eines einzigen Otolithen sandähnliche Anhäufungen kleiner Concremente, durch welche die Hörhaare beschwert sind. Die Abweichungen in den Dimensionen der Hörhaare aber weisen auf eine beginnende Anpassung an Klänge von ver-

1) Die Vermuthung ist übrigens wohl gerechtfertigt, dass in manchen dieser Fälle cilientragende Sinnesepithelzellen noch aufgefunden werden, da solche bei den Medusen, denen man früher ebenfalls wimperlose Otocysten zuschrieb, in neuester Zeit nachgewiesen sind. Vgl. R. und O. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

schiedener Höhe hin (Fig. 82). In der That konnte Hensen durch directe Beobachtungen bestätigen, dass durch verschiedene Töne verschiedene Hörhaare in Schwingungen versetzt werden [1]. Abweichend sind die Gehörorgane mancher Insekten insofern gebildet, als sie der Otolithen entbehren, dafür aber solidere Endgebilde der Nerven in der Form von Hörstäbchen besitzen, welche wahrscheinlich ebenfalls durch abweichende Dimensionen verschieden abgestimmt sind; diese Hörstäbchen werden dann von einer an der Körperoberfläche gelegenen trommelfellartigen festen Membran überzogen, die der Zuleitung des Schalls dient. Schon diese Abweichungen bei sonst nahe verwandten Thieren machen es nicht wahrscheinlich, dass die Bildung der Gehörapparate aus einer gemeinsamen Entwicklung hervorgehe. Selbst in denjenigen Fällen, wo das Organ in der gewöhnlichen Form der Otocyste vorkommt, würde diese Annahme, abgesehen von der Entwicklung einander nahe verwandter Thiere, durch die Thatsache unmöglich, dass die Gehörorgane an ausserordentlich wechselnden Stellen des Körpers auftreten. Bei den Medusen liegen sie am Rand des Schirms, bei vielen Mollusken im Fuss, bei andern am Kopf, bei den Krustern im Basalglied der Antennen oder an andern Körpertheilen, bei den Insekten am Thorax, in den Schienen der Vorderbeine u. s. w. Entsprechend variirt auch die Zahl der Organe. Angesichts dieser Verhältnisse lässt sich nicht daran zweifeln, dass mehrere von einander unabhängige Entwicklungen zur Ausbildung von Gehörapparaten geführt haben. Das nämliche gilt von dem Auge, welches, wie wir unten sehen werden, bei den Wirbellosen ebenfalls in seiner Lage mannigfach wechselt. Da gleichwohl in diesen Fällen der Bau der Sinnesorgane in hohem Grade gleichförmig ist, so muss man wohl schliessen, dass dies in der Gleichförmigkeit der Ursachen begründet sei, welche die Differenzirung der Organe herbeiführten.



Fig. 82. Hörorgan eines Krebses (Mysis). (Nach Hensen.) a Otolithensack, einen geschichteten Otolithen enthaltend. b Hörnerv. Von dem Kranz der Haare, welche den Otolithen tragen, ist rechts ein grösseres, links ein kleineres abgebildet.

Erst bei den Wirbelthieren wird der genetische Zusammenhang der Hörwerkzeuge deutlich sichtbar. Nicht bloss trennt sich hier das paarige Gehörbläschen, das auf seiner frühesten Stufe noch ganz der Otocyste

1) Hensen, Zeitschr. f. wiss. Zoologie XIII, S. 374.

der Wirbellosen gleichkommt, überall an der nämlichen Stelle vom Ektoderm, sondern auch seine weiteren Gliederungen bilden eine zusammenhängende Entwicklungsreihe. Aus der einen Hälfte des meistens durch eine Einschnürung sich theilenden Gehörbläschens wachsen schon bei den Fischen die in allen Wirbelthierclassen im wesentlichen ähnlich gestalteten Bogengänge hervor, aus der andern Hälfte entwickelt sich die Schnecke, die erst bei den Säugethieren ihre vollkommene Gestalt gewinnt (Fig. 83).

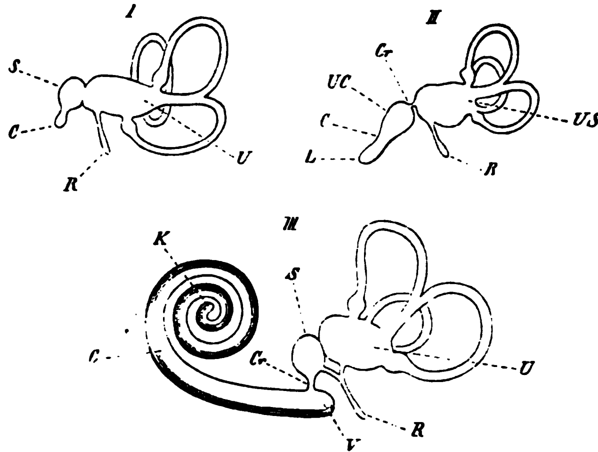


Fig. 83. Entwicklung des Gehörlabyrinths bei den Wirbelthieren, schematisch. (Nach Waldeyer.) *I* vom Fisch, *II* vom Vogel, *III* vom Säugethier. *US* Vorhof. *U* Vorhofsabtheilung der Bogengänge (Utriculus). *S* Vorhofsabtheilung der Schnecke (Sacculus). *Cr* Verbindungskanal zwischen beiden. *C* Schnecke. *L* Ausbuchtung derselben beim Vogel (Lagena). *K* Schneckenkuppel. *R* Ausbuchtung des Vorhofs (Recessus labyrinthi).

Hiermit erreichen zugleich die unmittelbar den Fasern des Hörnerven angefügten Endapparate jene Ausbildung, die eine grosse Zahl differenter Empfindungen möglich macht, und die wir unten bei der Structur der entwickelten Sinnesorgane näher schildern werden. (Vergl. Nr. 4.)

Das Auftreten von Sehwerkzeugen im Thierreich ist stets an die Ablagerung lichtabsorbirenden Pigmentes gebunden. Hierauf gründet sich die Annahme, dass die sogenannten Augenflecken im Protoplasma der Protozoen als primitivste Form eines Sehorganes zu deuten seien. Aehnliche Augenflecken finden sich noch bei Würmern und Echinodermen, wo sie meistens in der Nähe der centralen Ganglien gelagert sind und wahrscheinlich von hier entspringenden Nervenfasern, deren Nachweisung aber noch nicht überall gelungen ist, versorgt werden. Auf einer nächsten Entwicklungsstufe, die sich bei vielen Plattwürmern, den Räderthieren und Seesternen verwirklicht findet, sehen wir die Nerven in eigenthümlich

modificirten Zellen, welche von Pigment umgeben sind, den Retinastäbchen (auch Krystallstäbchen genannt), endigen. Treten solche Stäbchen in gehäufter Form auf, so bilden sie die erste Anlage eines zusammengesetzten Auges. Aber schon während sie isolirt vorkommen kann eine dritte Stufe der Entwicklung erreicht werden, indem vor ihnen ein linsenförmig gekrümmter durchsichtiger Körper als erste Andeutung eines lichtbrechenden Mediums auftritt. Bei den Medusen werden solche Augen in den Randbläschen der Scheibe in gehäufter Zahl und in unmittelbarer Nachbarschaft primitiver Hörorgane beobachtet (Fig. 84 und 85).



Fig. 84. Randkörper einer Meduse. (Nach Gegenbaur.) b Stiel. c Canal in demselben. d Ampulle. e Hörorgan mit Otolith. f Augenpigment, g Linse.

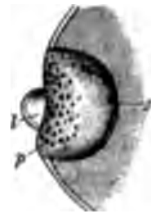


Fig. 85. Sehorgan einer Meduse (Lizzia Köllikeri). (Nach O. und R. Hertwig.) l Linse. p Pigment. s Retinastäbchen.

An diese niederen Entwicklungsformen des Sehorgans schliesst sich unmittelbar das einfache Auge mancher Arthropoden, wie der Spinnen, an. Auch hier findet man hinter einem linsenförmigen durchsichtigen Körper zahlreiche Retinastäbchen. Nur darin verräth sich eine weitere Differenzirung, dass die letzteren in zwei Abschnitte zerfallen, von denen der hintere durch Pigmentscheidewände ausgezeichnet ist; auch findet sich an der Uebergangsstelle in die Sehnervenfasern eine ausgebildete Schichte von Ganglienzellen (Fig. 86). Da es diesen Augen noch gänzlich an Vorrichtungen zu Aenderungen des Brechungszustandes der Linse mangelt, so werden wir auch bei ihnen den lichtbrechenden Körpern wesentlich noch die Function einer Concentration der Lichtstrahlen zum Behuf der Verstärkung der Empfindungen zuschreiben, höchstens aber Anfänge einer räumlichen Sonderung der letzteren durch die das untere Ende der Retinastäbchen umhüllenden Pigmentscheiden vermuthen dürfen.



Fig. 86. Auge einer Spinne. (Nach Leydig.) L Linse, von der Chitinschichte (e) des Integumentes gebildet. s Vorderer Theil der Retinastäbchen, p deren hinterer Theil mit dem Pigment. g Ganglienzellen.

In dieser Beziehung zeigen erst die zusammengesetzten Augen der Crustaceen und Insekten eine wesentliche Vervollkommnung. Wahrscheinlich aus einer grossen Zahl ursprünglich getrennter einfacher Augen hervorgegangen, zeigt jedes zusammengesetzte Auge ebenso viele der Aussenwelt zugekehrte lichtbrechende Körper, als es Retinastäbchen besitzt. In-

dem jene Körper mit einander verschmelzen, bilden sie eine facettirte Hornhaut (Fig. 87). Deutlicher noch als beim einfachen Auge zerfällt hier jedes Retinastäbchen in zwei Theile, in einen vorderen durchsichtigeren, das sogenannte Krystallstäbchen, und in einen nach hinten gekehrten dichter von Pigment umhüllten undurchsichtigeren, das eigentliche Retinastäbchen. Beide grenzen in Fig. 87 bei *r* an einander. Im hinteren Theil, der sich leicht von dem vorderen loslöst, bemerkt man, wie M. Schultze gefunden hat, häufig eine axillare Nervenfibrille[1]). Hiernach ist es wahrscheinlich, dass der vordere Abschnitt, das Krystallstäbchen, als lichtbrechender Körper functionirt, während in dem hinteren, dem eigentlichen Retinastäbchen, die Transformation in die Sehnervenerregung stattfindet. Durch die Pigmentscheiden, welche die Stäbchen umhüllen, wird eine Vermischung der in den benachbarten Krystallstäbchen zugeleiteten Lichtstrahlen verhütet, eine Einrichtung, welche offenbar auf eine vollkommenere Ausbildung des räumlichen Sehens abzielt. In den Pigmentscheiden finden sich ausserdem Muskelfasern, durch deren Contraction der Brechungszustand der Krystallkegel Aenderungen erfährt. Da an den Augen der Insekten die Hornhautfacetten linsenförmig gekrümmt sind, so dass schon durch einen einzigen Krystallkegel ein Bild eines ausgedehnten Gegenstandes entworfen werden kann, so hat man geschlossen, jede Facette entspreche einem selbständigen Auge, es handle sich also hier um eine Verbindung vieler einzelner Augen zu einem zusammengesetzten Sehorgan[2]). Dieser Ansicht widerstreitet jedoch theils der Umstand, dass jedem Krystallkegel nur ein Retinaelement entspricht, theils die Thatsache, dass bei den Krebsen die Hornhautfacetten gewöhnlich flach sind[3]). Die zuerst von J. Müller[4]) ausgesprochene Vermuthung, dass das zusammengesetzte Auge ein musivisches Sehen vermittle, ist daher die wahrscheinlichere. Ist sie richtig, so wird die räumliche Sonderung

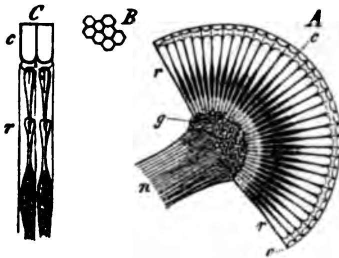


Fig. 87. *A* Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Arthropodenauge. *n* Sehnerv. *g* Ganglienanschwellung desselben. *r* Retinastäbchen. *c* Facettirte Hornhaut. *B* Hornhautfacetten von der Fläche gesehen. *C* Zwei Retinastäbchen mit ihren Cornealinsen *c*.

1) M. Schultze, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

2) Gottsche, Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1852, S. 483. Leydig, Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864.

3) Leuckart, Organologie des Auges, in Graefe und Saemisch, Handbuch der Augenheilkunde, II, 1, S. 295.

4) Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns. Leipzig 1826, S. 337.

der Eindrücke dadurch zu Stande kommen, dass die verschiedenen Krystallkegel nach verschiedenen Richtungen gekehrt sind, und es werden dabei überdies die Bewegungen der zu solchem Behuf in der Regel mit einem Stiel versehenen Augen mitwirken.

Obgleich das musivische Auge dem einfachen der Arachniden und niederen Wirbellosen ohne Zweifel weit überlegen ist, so entwickelt sich doch das vollkommenste Sehorgan offenbar aus dieser letzteren Form. Schon in der Classe der Würmer, in deren einzelnen Abtheilungen die verschiedensten Entwicklungsformen des Sehorgans bis zu völligem Mangel desselben angetroffen werden, findet sich bei den im Meere lebenden Alciopiden eine zusammengesetzte Structur des einfachen Auges, welche eine Brechung des Lichtes und eine Sonderung der von verschiedenen Richtungen herkommenden Strahlen mit wesentlich denselben Hülfsmitteln zu Stande bringt, die im Auge des Menschen zur Anwendung kommen (Fig. 88). Die äussere Haut wird an der Stelle wo sie das Auge überzieht durchsichtig und bildet so eine einfache Hornhaut (*c*), hinter der die geschichtete Linse (*l*) gelegen ist. Zwischen ihr und den Retinastäbchen findet sich ein durchsichtiger Glaskörper (*h*). Die Retinastäbchen (*b*) aber, welche die Pigmentschichte (*p*) durchsetzen, zerfallen auch hier in zwei Glieder, in den nach vorn gekehrten Krystallkegel und in das nach hinten von der Pigmentschichte gelegene eigentliche Retinastäbchen. Von dieser Bildung unterscheidet sich das vollkommenste Auge in der Classe der Wirbellosen, dasjenige der Cephalopoden, wesentlich nur dadurch, dass sich in ihm die Linse von der Cornea entfernt, wodurch eine vordere Augenkammer entsteht, und dass, im Zusammenhang mit der freieren Beweglichkeit, welche so die Linse gewinnt, ein deutlicher ausgebildeter Accommodationsapparat die Linse umgibt. Alles dies sind Einrichtungen, die bereits vollkommen dem Wirbelthierauge gleichen. Nur in einer Beziehung erfährt das letztere noch eine wesentliche Metamorphose: in der Anordnung der Retinaelemente. Während diese im Auge aller Wirbellosen nach vorn gekehrt sind, so dass sich die Sehnervenfasern hinten in sie einsenken, bilden im Auge der Wirbelthiere

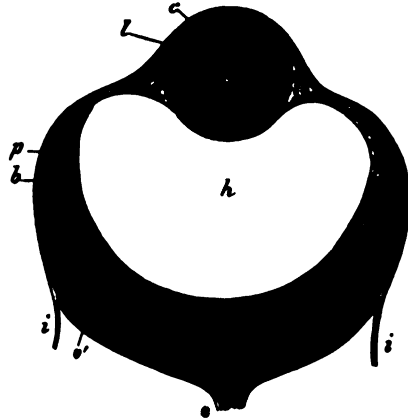


Fig. 88. Auge einer Alciopide. (Nach Greeff.) *i* Integument, die Vorderfläche *c* des Auges überziehend. *l* Linse. *h* Glaskörper. *o* Sehnerv. *o'* Ausbreitung desselben. *p* Pigmentschichte. *b* Stäbchenschichte.

die Nervenfasern die vorderste, zunächst dem Glaskörper benachbarte Retinaschichte, und auch die andern Elemente der Retina erfahren eine vollständige Umkehrung ihrer Lage, indem von vorn nach hinten auf die Opticusfasern zunächst eine ganglióse Schichte und auf diese die Schichte der Retinastäbchen folgt. An ihnen entspricht dann das innere Glied dem eigentlichen Retinastäbchen, das äussere dem Krystallstäbchen im Auge der Wirbellosen. Das Pigment endlich lagert sich in zusammenhängender Schichte auf die äussere Fläche der Netzhaut. Auf die physiologische Bedeutung dieser Veränderungen werden wir unten zurückkommen.

4. Structur und Function der entwickelten Sinneswerkzeuge.

Nachdem wir die allmälige Entwicklung der Empfindungsorgane verfolgt haben, bleibt uns noch übrig auf die Structur der entwickelten Sinneswerkzeuge des Menschen und der höheren Thiere einen Blick zu werfen, um dabei gleichzeitig zu prüfen, inwiefern die Structurverhältnisse über die physiologischen Vorgänge der Sinneserregung und damit indirect auch über die Entstehung der Empfindungen Aufschluss geben. Hinsichtlich der Bildung der mannigfachen Hülfsapparate, welche namentlich die Function der höheren Sinnesorgane, Auge und Ohr, unterstützen, muss hierbei auf die anatomischen Darstellungen verwiesen werden, indem wir uns an dieser Stelle auf die Untersuchung der unmittelbar beim Empfindungsacte betheiligten Elemente beschränken.

Beginnen wir auch hier mit dem allgemeinen Sinn, dem **Gefühlssinn**, so lässt sich eine doppelte Endigung der die Tast- und Gemeinempfindungen vermittelnden sensibeln Nerven unterscheiden: erstens eine einfache Endigung der einzelnen Fasern in oder zwischen den Zellen der Oberhaut und anderer Gewebe, und zweitens eine Endigung in speciellen Sinnesapparaten von mehr oder minder zusammengesetzter Beschaffenheit.

Wahrscheinlich gilt die Form der einfachen Endigung für die grosse Mehrzahl der sensibeln Nerven, denn auf weiten Strecken der Haut finden sich die specifischen Endapparate nur spärlich verbreitet, und noch seltener kommen diese in den innern Organen vor, welche Gemeinempfindungen vermitteln. Ueber die Art der einfachen Nervenendigung gehen jedoch die Angaben noch aus einander. Während Hensen in der Haut des Frosches ein Eindringen der aus der Theilung der Fasern hervorgegangenen Primitivfibrillen in die Oberhautzellen beobachtete[1]), sollen nach den meisten anderen Darstellungen, deren namentlich für die Hornhaut des Auges mehrere

1) Hensen, Archiv f. mikroskop. Anat. IV, S. 116.

vorliegen, die letzten Primitivfibrillen frei zwischen den Oberhautzellen endigen (Fig. 89)[1]). Wie es sich aber auch hiermit verhalten möge, es ist nicht wahrscheinlich, dass hier die Art der letzten Endigung von wesentlicher Bedeutung für die Perception der Sinneseindrücke sei, vielmehr werden wir nach der ganzen Verbreitungsweise der Endfasern vermuthen dürfen, dass die Primitivfibrillen selbst die Angriffsstellen der äussern Reize abgeben.

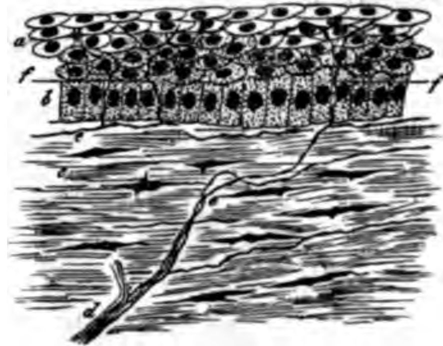


Fig. 89. Endigung sensibler Nerven in der Hornhaut des Kaninchens. (Nach Frey.) a Aeltere, b jüngere Epithelzellen der Vorderfläche. c Hornhautgewebe. d Nerv. e Primitivfibrillen. f Ausbreitung derselben im Epithel.

Anders verhält sich dies bei den speciellen Endapparaten, die sichtlich zur Aufnahme und Uebertragung der Reize an die Nervenfasern bestimmt sind. Derartige Endapparate treten uns theils in der Haut, theils in empfindlichen Schleimhäuten, wie der Bindehaut des Auges, theils endlich in verschiedenen inneren Organen, wie in den Gelenkkapseln und im Mesenterium mancher Thiere, entgegen. Die beiden einfachsten Formen sind die Tastkugeln (Tastzellen, Tastkolben) auf der einen und die Endkolben auf der andern Seite. Die Tastkugeln bestehen aus zwei oder mehreren umkapselten Zellen, den Deckzellen, zwischen denen sich scheibenförmige Gebilde, die Tastscheiben, befinden. Die letzteren sind in der Regel parallel der Hautoberfläche gelagert. Nach Merkel, dem Entdecker dieser Gebilde, dringen die Endfasern in die Zellen selbst ein, nach den meisten andern Beobachtern endigen dieselben in den Tastscheiben, die übrigens wahrscheinlich als umgewandelte Zellen aufzufassen sind (Fig. 90[2]). Die von W. Krause aufgefundenen Endkolben bestehen ebenfalls aus einer Kapsel, in welche eine oder mehrere Nervenfasern eintreten, diese endigen aber hier frei und meistens, wie es scheint, mit knopfförmigen Anschwellungen in dem dickflüssigen Inhalt der Kapsel, welcher aus dem Protoplasma mit einander verschmolzener Zellen hervor-

1) Cohnheim, Virchow's Archiv Bd. 38, S. 343. Engelmann, Die Hornhaut des Auges. Leipzig 1867, S. 15. Izquierdo, Beiträge zur Kenntniss der Endigung der sensibeln Nerven. Strassburg 1879. Nach letzterem Beobachter gehen übrigens die im eigentlichen Hornhautgewebe (c Fig. 89) endigenden Primitivfibrillen in die protoplasmatischen Ausläufer der Corneazellen über. (A. a. O. S. 25.)

2) Merkel, Archiv f. mikroskop. Anatomie XI, S. 636, XV, S. 415. Hesse, His' und Braune's Archiv 1878, S. 288.

gegangen ist (Fig. 91). Diese beiden einfachen Endapparate scheinen nun eine wachsende Differenzirung erfahren zu können. Als complicirte Tastkugeln sind wahrscheinlich die Tastkörper zu betrachten, welche gleich jenen vorzugsweise auf der Tastfläche der äusseren Haut, beim Menschen z. B. besonders zahlreich an den Fingerspitzen, vorkommen. Auch sie bestehen aus einer Kapsel, welche von zahlreichen Zellen erfüllt ist; die letzteren scheinen aber hier comprimirt und verklebt zu sein, so dass nur noch ihre Kerne deutlich zu erkennen sind. Mehrere markhaltige Nervenfasern dringen in das Innere des Kolbens ein (Fig. 92). Wie der Tastkörper aus der Tastkugel, so scheint sich endlich die letzte Form solcher

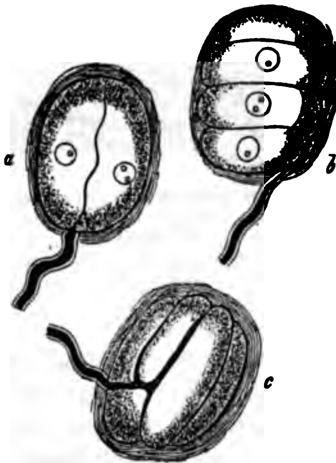


Fig. 90. Tastkugeln; *a* aus der Wachshaut des Entenschnabels; *b* und *c* von Zungenpapillen desselben Thieres. (Nach FREY.)

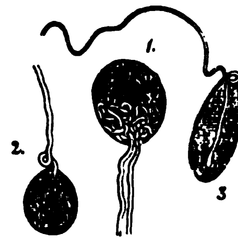


Fig. 91. Drei Endkolben aus der Bindehaut des Auges, vom Menschen. (Nach KÖLLIKER.) *1* Mit zwei Nervenfasern, die innerhalb des Endkolbens einen Knäuel bilden. *2* Mit Fettkörnchen im Innern. *3* Mit einer Nervenfaser, die kolbenförmig im Innern endigt.

Endapparate, der VATER'sche (oder PACINI'sche) Körper, aus dem Endkolben entwickelt zu haben. Diese Körper, welche die voluminöseste, oft über 2 Millim. in ihrer Länge erreichende Form sensibler Apparate darstellen, finden sie hauptsächlich in tiefer gelegenen Theilen, unter der Haut, ausserdem im Mesenterium, in den Gelenkkapseln. Jeder derselben bildet ein mehrschichtiges Kapselsystem, in dessen Innerem ein von einem Nervenfaden durchzogener Kanal sich befindet. Der Nervenfaden theilt sich zuletzt in mehrere, oft in zahlreiche Fibrillen, die schliesslich in Endknospen auslaufen (Fig. 93) [1].

Unsere Muthmassungen über die physiologische Bedeutung dieser End-

1) Ueber die mannigfachen Abweichungen in der Form dieser Endigung vgl. die Abbildungen von AXEL KEY und RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1876, II, Tafel XXVIII.

gebilde sind ganz und gar auf die Schlüsse beschränkt, die sich aus ihrer Structur und Verbreitungsweise entnehmen lassen. Mit Rücksicht auf die letztere liegt der Gedanke nahe, dass die Tastkugeln und Tastkörper Organe des eigentlichen Tastsinns, die Endkolben und VATER'schen Körper solche des Gemeingefühls sein möchten. Gleichwohl wird man hieraus noch nicht auf eine specifisch verschiedene Function dieser beiden Entwicklungsformen schliessen dürfen. Denn erstens sind die Gemeinempfindungen selbst von den Druck- und Temperaturempfindungen wahrscheinlich nicht specifisch verschieden (S. 276); zweitens entbehren solche Flächen, wie die Conjunctiva, in denen sich nur Endkolben vorfinden, nicht der

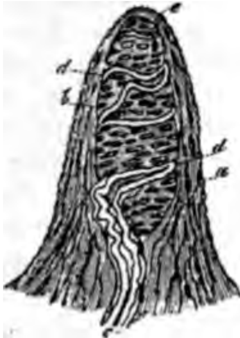


Fig. 92. Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen. (Nach KÖLLIKER.) Längenansicht. *a* Rindenschichte der Papille, aus Bindesubstanz mit feinen elastischen Fasern bestehend. *b* Tastkörperchen, mit queren Kernen besetzt. *c* Zutretende Nervenstämmchen. *d* Nervenfasern, die das Körperchen umspinnen. *e* Scheinbares Ende einer solchen.

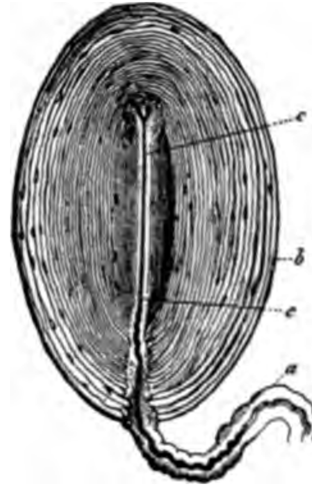


Fig. 93. VATER'scher Körper aus dem Gekröse der Katze. (Nach FREY.) *a* Nerv mit seiner Hülle. *b* Kapselsysteme des Körpers. *c* Axenkanal, in welchem die Nervenfaser endigt.

Tastempfindlichkeit; drittens sind die Hauptformen der Endapparate durchaus nicht in solcher Weise verschieden in ihrem Bau, dass sie gänzlich abweichende Transformationen der äusseren Reize vermuthen lassen, vielmehr scheint es, dass sie alle wesentlich den Zweck haben die freien Endigungen der sensibeln Nerven mit einer schützenden Kapsel zu umgeben. Noch weniger kann natürlich daran gedacht werden, die verschiedenen Qualitäten des Tastsinns verschiedenen Formen dieser Endapparate zuzuweisen. Wäre diese Vermuthung begründet, so dürften nicht, wie es thatsächlich der Fall ist, die abweichenden Endgebilde an verschiedene Theile des Körpers vertheilt, sondern sie müssten an jeder Stelle vereinigt sein, da wir überall Druck- und Temperaturreize empfinden. Am

meisten aber spricht gegen derartige Deutungsversuche die oben schon hervorgehobene Thatsache, dass weite Strecken des Tastorgans, wie Rumpf und Hals, Schenkel und Arme u. a., fast völlig der specifischen Endapparate entbehren, so dass, wenn diese allein die Druck- und Temperaturempfindungen vermitteln könnten, unsere Haut auf weiten Strecken gegen alle Eindrücke, ausser etwa gegen tief eindringende schmerzhafte Reize, unempfindlich sein müsste. Demnach werden wir in allen jenen Endorganen nur Hülfsapparate sehen können, welche zwar ohne Zweifel auf die Zuleitung der Sinnesreize, nicht aber auf die Beschaffenheit der von denselben in den sensibeln Nerven ausgelösten Erregungsvorgänge von Einfluss sind. Diese Vermuthung wird wesentlich durch die Thatsache unterstützt, dass jedenfalls in vielen dieser Endapparate die Nervenfasern nicht in besondere Sinneszellen eintreten sondern frei endigen. Hiernach darf man wohl annehmen, dass alle jene Endgebilde die Empfindlichkeit der Theile für mässige Reize erhöhen, indem sie die Nerven mit straff gespannten elastischen Kapseln umhüllen, welche schwache Druckbewegungen leicht auf ihren Inhalt fortpflanzen, wogegen starke Einwirkungen durch sie ermässigt werden. Bei den Tastkugeln und Tastkörpern kommt aber zu diesen vorzugsweise in den Endkolben und Vater'schen Körpern ausgebildeten Schutzeinrichtungen noch die polsterförmige Unterlagerung der den Kapselinhalt bildenden Zellen unter die Endausbreitung der Nerven, wodurch die Wirksamkeit der Druckreize erheblich verstärkt werden muss.

Den vier speciellen Sinnesorganen ist die Einrichtung gemeinsam, dass die Endfibrillen der Sinnesnerven in zellenartigen Gebilden endigen, welche die morphologische Bedeutung metamorphosirter Epithelzellen besitzen. Die Umwandlung, durch welche die ursprünglich gleichartigen Deckzellen des Ektoderms in diese Sinnesepithelzellen übergegangen sind, lässt im allgemeinen wohl als eine Anpassung an bestimmte Formen der äussern Reizbewegung sich auffassen, entsprechend der von der Entwicklungsgeschichte gelehrten Differenzirung der Specialsinne aus dem allgemeinen Gefühlssinn. Am deutlichsten haben die Endzellen ihren epithelialen Charakter beim Geruchs- und Geschmacksorgan bewahrt, wo sie, an der Oberfläche der betreffenden Schleimhäute gelegen, mit eigentlichen, nicht mit Nerven zusammenhängenden Epithelzellen vermengt sind. In der Geruchsschleimhaut liegen die Riechzellen zwischen Epithelzellen von cylindrischer Form (Fig. 94). Sie besitzen im allgemeinen einen ovalen Zellkörper, welcher hinten in einen feinen Nervenfaden und vorn in einen stäbchenförmigen Fortsatz übergeht, der an der Oberfläche der Schleimhaut entweder mit einem abgestumpften Ende aufhört (bei den Säugethieren)

oder in ein Büschel langer Cilien sich auflöst (bei den Amphibien und Vögeln)[1]. Von diesem Verhalten unterscheiden sich die Endorgane des Geschmackssinns schon dadurch, dass sie auf scharf begrenzte Stellen der Zungenschleimhaut beschränkt sind. Die Geschmackszellen liegen nämlich bei den Säugethieren in flaschenförmigen Vertiefungen der Schleimhaut, welche von einer eigenthümlich gestalteten Fortsetzung des Epithels ausgekleidet werden. Die in diesen Vertiefungen, den Schmeckbechern oder Geschmacksknospen (Fig. 95), gelagerten Epithelzellen, die sogenannten Deckzellen, sind von spindelförmiger Gestalt (Fig. 96 *b*); in dem von ihnen umschlossenen Hohlraum finden sich dann die eigentlichen Geschmackszellen (ebend. *a*). Diese sind ebenfalls spindelförmig, unterscheiden sich aber theils durch ihren grösseren Kern, theils durch stark verjüngte Fortsätze, in welche ihre beiden Enden übergehen. Der nach innen gerichtete Fortsatz scheint wieder unmittelbar zu einem feinen Nervenfaden auszuwachsen, der nach aussen gerichtete endet mit einem der Oberfläche zugekehrten Stäbchen oder Härchen. Die Nervenfasern bilden, ehe sie zu stärkeren Nerven sich sammeln, ein Geflecht, in welches auch Ganglienzellen eingeschaltet sind[2]. Offenbar sind also die Riech- und Geschmackszellen Endorgane von sehr

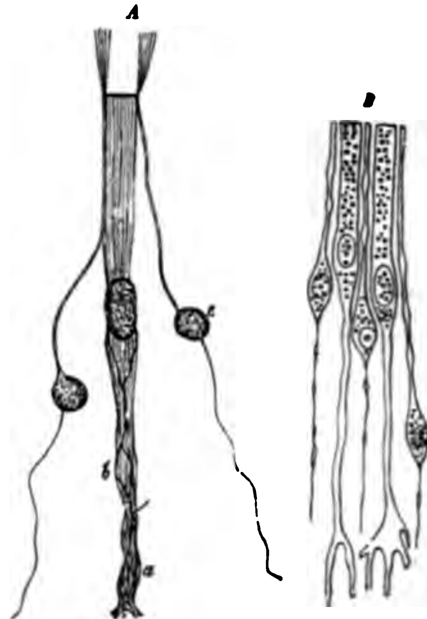


Fig. 94. *A* Epithelzelle und zwei Riechzellen vom Proteus, nach BABUCHIN. *a* Epithelzelle, mit grossem ovalem Kern, das hintere Ende (bei *b*) mit feinen faserigen Fortsätzen versehen. *e* Riechzelle. *B* Epithel- und Riechzellen vom Menschen, nach M. SCHULTZE.

1) SCHULTZE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Halle 1862. BABUCHIN in STRICKER's Gewebelehre, S. 964 f. Nach EXNER gibt es Zwischenformen zwischen beiden Zellenarten; auch soll nach ihm zuweilen der Uebergang der sogen. Epithelzellen in eine Primitivfibrille nachzuweisen sein. Er sieht daher beide Formen als Riechzellen an, seine Angaben werden aber von mehreren andern Beobachtern bestritten. Vgl. über diese Controverse EXNER, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 63, 65 und 76 (3. Abth.) und die Referate über die neuere Literatur des Gegenstandes in HOFMANN und SCHWALBE, Jahresbericht f. Anatomie 1875, S. 282, 1876, S. 362, 1877, S. 318 und 1878, S. 338.

2) Etwas abweichend verhalten sich die Geschmacksorgane der Amphibien. Bei ihnen bilden dieselben scheibenförmige Epithelinseln, auf welchen zwischen cylindrischen Epithelzellen die eigentlichen Geschmackszellen liegen. Diese sind hier ebenfalls spin-

ähnlicher Beschaffenheit. Bei beiden sind es stäbchen- oder cilienförmige Fortsätze der Zelle, auf welche zunächst die Sinnesreize einwirken. Solche Fortsätze können nun im allgemeinen leicht durch äussere Einwirkungen in Bewegung gesetzt werden, insbesondere aber gehören die chemischen Reizmittel, für deren Auffassung vorzugsweise Geruchs- und Geschmackssinn bestimmt sind, zu den stärksten Erregern der Cilienbewegungen [1].



Fig. 95. Schmeckbecher aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens. (Nach Engelmann.)



Fig. 96. *a* Geschmackszellen, *b* eine Geschmackszelle und zwei Deckzellen isolirt; aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens. (Nach Engelmann.)

Im Gehörapparat begegnen uns in Bezug auf die unmittelbare Endigung der Nervenfasern die ähnlichen Verhältnisse. In den Ampullen der Bogengänge gehen dieselben in spindelförmige Zellen über, deren jede, von gewöhnlichen Cylinderepithelzellen umgeben, an ihrem freien Ende mit einem steifen haarförmigen Fortsatze versehen ist (Fig. 97). Derselbe steht, wie es scheint, unmittelbar mit dem Kern der Spindelzelle in Verbindung, in welchen vom andern Ende her der Nervenfaden sich fortsetzt [2]. In der Schnecke hängen die Fasern des Hörnerven mit Zellen zusammen, deren jede ein Büschel borstenförmiger Fortsätze trägt; auch hier sind diese Zellen von gewöhnlichen cylindrischen Epithelzellen umgeben. Charakteristisch für die Acusticusendigung sind aber nicht sowohl diese Endgebilde selbst als vielmehr die ihnen beigegebenen Hülfsapparate, durch welche namentlich die Schnecke zu einem äusserst verwickelt geformten Organ wird. Schon in den Ampullen sind Einrichtungen getroffen, die augenscheinlich darauf abzielen den eigentlichen Endgebilden

delförmige, an einem Nervenfaden aufsitzende Zellen, welche aber nach vorn in einen gabelförmig gespaltenen Fortsatz übergehen. Vgl. Th. W. Engelmann in Stricker's Gewebelehre, S. 822f. Schwalbe im Arch. f. mikr. Anat. III, S. 504, IV, S. 96 und 154. Hönigschmied, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 29, S. 255.

1) Engelmann, Die Flimmerbewegung. Leipzig 1868, S. 83, 143.

2) M. Schultze, Müller's Archiv 1858, S. 343. Rüdinger, Stricker's Gewebelehre, S. 898.

eine feste Stütze zu bieten. Die Nervenendzellen ruhen hier auf der Knorpelplatte der Ampullenwand, welche in Folge des Durchtritts der feinen Nervenfasern siebförmig durchlöchert ist. Der freie Endfaden der Zellen ragt in das Labyrinthwasser, dessen Bewegungen sich ihm unmittelbar mittheilen müssen. Eine rasche Dämpfung der Schwingungen wird aber wahrscheinlich durch den im Innern der Ampulle enthaltenen Otolithensand bewirkt. Dass in den Hörorganen mancher niederen Thiere die Haare der Hörzellen überdies Grössenunterschiede zeigen, welche eine Abstimmung derselben für verschiedene Tonhöhen verrathen, wurde schon früher bemerkt (Fig. 82, S. 285); beim Menschen und den höheren Thieren sind solche Unterschiede nicht nachgewiesen: hier ist, wie es scheint, die Function der Tonunterscheidung ganz und gar an den erst bei den Wirbelthieren allmälig zur Ausbildung gelangenden Theil des Labyrinths, die S c h n e c k e, übergegangen.



Fig. 97. Schema der Nervenendigung in den Ampullen. (Nach Rüdinger.) *1* Knorpel der Ampullenwand. *2* Structurloser Basalsaum desselben. *3* Nervenfaser. *4* Deren durch den Basalsaum tretender Axencylinder. *5* Netzförmige Verbindung der Nervenfasern. *6* Hörzellen. *7* Stützzellen. *8* Hörhaare.

In der Schnecke liegen die Endgebilde in einem Raume, der von zwei zwischen den knöchernen Wänden der Schnecke ausgespannten Membranen umschlossen ist (Fig. 98). Die bei der natürlichen Lage der Schnecke i n n e r e, oder, wenn man sich die Spitze nach oben gekehrt denkt, die u n t e r e dieser Membranen, die Grundmembran (*f*—*L Sp*), ist an einer knöchernen Leiste befestigt, welche den Windungen des Schneckenkanals folgend in denselben von der Spindel der Schnecke aus vorspringt, als sogenannte crista spiralis (*R*—*Cr*). Der freie Rand der Leiste besitzt eine gezahnte Beschaffenheit und bildet auf diese Weise die G e h ö r z ä h n e (*Cr*). Die Grundmembran und die ä u s s e r e oder (bei nach oben gekehrter Spitze) o b e r e jener Membranen, die Vorhofsmembran (auch Reissner'sche Membran genannt, R—R_1), umschliessen zusammen den häutigen Schneckenkanal (*D. C.*), welcher den Windungen der knöchernen Schnecke folgt, und durch welchen diese

letztere in zwei Abtheilungen, in einen äusseren bez. oberen Gang, die Vorhofstreppe (S. *V.*), und in einen inneren bez. unteren, die Paukentreppe (S. *T.*), geschieden wird. Beide sind vollständig getrennt bis zur Schneckenspitze, wo sie durch eine enge Oeffnung mit einander communiciren. Die Vorhofstreppe mündet direct in den Vorhof; dem in ihr enthaltenen Labyrinthwasser theilen sich daher unmittelbar die Druckschwankungen mit,

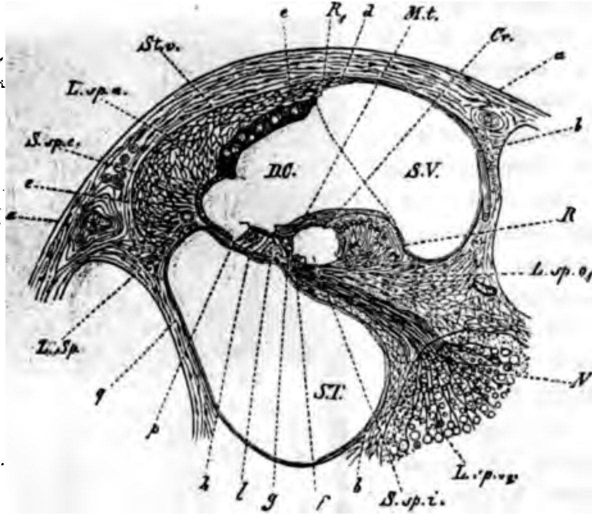


Fig. 98. Senkrechter Durchschnitt der zweiten Schneckenwindung von Vesperugo. Vergr. 100. (Nach Waldeyer.) *S. V.* Vorhofstreppe (scala vestibuli). *S. T.* Paukentreppe (scala tympani). *D. C.* Häutiger Schneckenkanal (ductus cochleae). *a* Knöcherne Schneckenwand. *b* Periost. *e* Bindegewebspolster nach innen vom Periost. *d* Uebergangsstelle desselben in das Periost. *St. v.* Innerster gefässreicher Theil des Bindegewebspolsters (stria vascularis). *L. sp.* Bindegewebiger Vorsprung, der in das Corti'sche Organ übergeht (ligamentum spirale). Nach oben davon ein ähnlicher kürzerer Vorsprung (*L. sp. a.* lig. spirale accessorium). *R* R_1 Reissner'sche Membran, nur durch eine punktirte Linie angedeutet. *N* Schneckennerv, die Schneckenspindel durchsetzend, rechts mit Ganglienkugeln zusammenhängend. *R—Cr* Crista spiralis. *Cr* Vorspringender Theil derselben (Gehörzähne). *L. sp.* o_1, *L. sp.* o_2 Lamina spiralis ossea: *L. sp.* o_1 deren vestibulare, *L. sp.* o_2 deren tympanale Lamelle. *S. sp. i.* Sulcus spiralis internus, zwischen der Crista und Lamina spiralis gelegen. *S. sp. e.* Sulcus spiralis externus, zwischen den beiden ligamenta spiralia. *M. t.* Membrana tectoria. *L. sp.—f.* Grundmembran. *p—f* Corti'sches Organ. *l* Dünnste Stelle der Grundmembran mit den Corti'schen Bogen darüber. *h* Aeussere Haarzellen. *g* Region der inneren Haarzellen.

welche in der Flüssigkeit des Vorhofs entstehen, wenn die Membran des Vorhofsfensters, die mit dem Steigbügeltritt in Verbindung steht, durch die Gehörknöchelchen in Bewegung geräth. Die Paukentreppe dagegen ist an ihrem äussern Ende durch eine besondere Membran, das Nebentrommelfell, gegen die Paukenhöhle geschlossen. Wird nun von den Gehörknöchelchen aus das Labyrinthwasser des Vorhofs in Bewegung gesetzt, so theilt sich diese der häutigen Schnecke und durch die letztere dem Labyrinth-

wasser der Paukentreppe mit, wie man sich nach POLITZER mittelst eines in das runde Fenster eingesetzten Manometers überzeugen kann. Das Wasser in einem solchen Manometer wird in die Höhe getrieben, sobald man einen stärkeren Luftdruck, der den Steigbügel in das ovale Fenster eintreibt, auf das Trommelfell anwendet[1]. Auf diese Weise müssen also auch die im häutigen Schneckenkanal gelagerten Gebilde durch mechanische Erschütterungen, mögen dieselben ihnen von den Gehörknöchelchen oder durch das runde Fenster von der Luft der Paukenhöhle aus zugeleitet werden, leicht in Bewegung gerathen[2]. Die zwischen der Vorhofs- und Grundmembran eingeschlossenen Theile, welche die Endigungen des Hörnerven enthalten, und welche man zusammen das CORTI'sche Organ nennt (*f*—*p* Fig. 98), sind nun auch hier mehr oder minder modificirte Epithelformen. Zunächst sind nämlich sowohl auf den innern an der Schneckenspindel befestigten (*f*) wie auf den äussern mit der Circumferenz des Schneckenkanals verwachsenen Theil der Grundmembran (*L. sp.*) einige Reihen

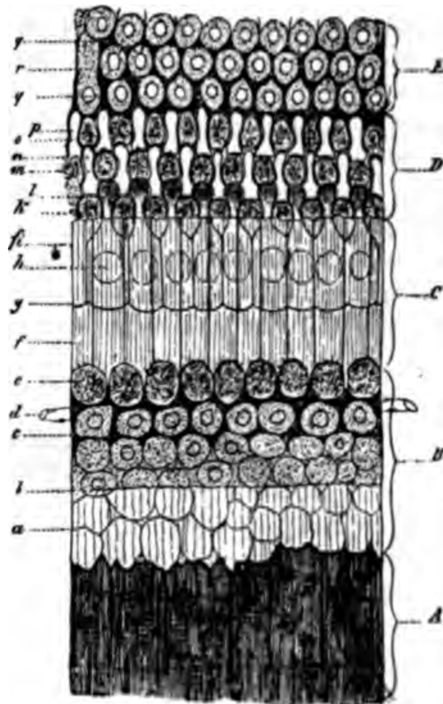


Fig. 99. CORTI'sches Organ vom Hunde, vestibuläre Flächenansicht. Vergr. 700. (Nach WALDEYER.) *A* Crista spiralis. *B* Epithel des sulcus spiralis internus (*S. sp. i* Fig. 98). *a* Zellen, welche unter den Gehörzähnen durchschimmern. *b* Aeussere Grenzlinie der Gehörzähne. *c*, *d* Nach innen von der crista spiralis gelegene Epithelzellen mit cuticularem Maschengewebe zwischen denselben. *e* Innere Haarzellen. *C* CORTI'sche Bogen. *f* Innere Pfeiler. *h* Köpfe der äusseren Pfeiler, letztere durch die Kopfplatten (*fi*) der inneren Pfeiler durchschimmernd (*c* Fig. 100). *D* Aeussere Haarzellen mit Theilen der netzförmigen Membran zwischen ihnen. *k*, *m*, *o* Erste, zweite und dritte Reihe der äusseren Haarzellen. *l* Kopfplatten der äusseren CORTI-schen Bogen, auf welchen die erste Reihe der Haarzellen aufruht. *n*, *p* Phalangenförmige Verlängerungen dieser Kopfplatten, auf denen die zweite und dritte Reihe der Haarzellen aufgelagert sind. *E* Aeusseres Epithel der Grundmembran, in den sulcus spiralis externus hineinreichend (*S. sp. e.* Fig. 98). *r* Epithelzellen. *q* Cuticulares Maschengewebe zwischen denselben.

1) POLITZER, Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1861, S. 427.

2) Die nähere Betrachtung der schallzuleitenden Apparate des Gehörorgans und ihrer physiologischen Bedeutung würde uns für den gegenwärtigen Zweck zu weit führen. Ich verweise den Leser in dieser Beziehung auf die Darstellungen von HELM-

gewöhnlicher Epithelzellen aufgelagert (*B* und *E* Fig. 99), dann folgen, ungefähr die Mitte der Grundmembran einnehmend, eigenthümliche bogenförmige Gebilde, die Corti'schen Bogen oder Pfeiler (*l* Fig. 98, *C* Fig. 99), zwischen denen und der Grundmembran eine Wölbung frei bleibt. Man unterscheidet eine Reihe innerer (gegen die Schneckenspindel gekehrter) und eine Reihe äusserer Bogen (*a* und *b* Fig. 100), die beide an ihren Köpfen sehr fest verbunden sind, indem die Zahl der inneren Pfeiler bedeutend grösser ist als die der äussern, so dass einer der letzteren immer zwischen den Köpfen mindestens zweier innerer Pfeiler eingekeilt ist. Auf diesen aus harter knochenähnlicher Substanz bestehenden

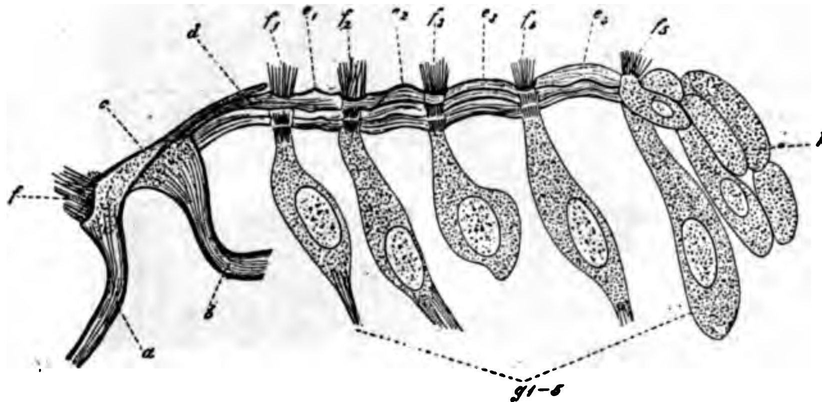


Fig. 100. Fragment der netzförmigen Membran mit anhängenden Haarzellen und Corti'schem Bogen vom neugeborenen Kinde. Profilansicht. Vergr. 800. (Nach Waldeyer.) *a* Innerer, *b* äusserer Pfeiler eines Corti'schen Bogens. *c* Kopfplatte des inneren, *d* Kopfplatte des äusseren Pfeilers. e_1—e_4 Phalangenförmige Verlängerungen der letzteren. *f* Haarbüschel einer inneren Haarzelle, letztere nicht erhalten. g_1—g_5 Aeussere Haarzellen. f_1—f_5 Haarbüschel derselben. *h* Aeusseres Epithel der Grundmembran.

Corti'schen Bogen ruhen nun die mit den Acusticusfasern zusammenhängenden Haarzellen. Man unterscheidet eine innere einfache Reihe solcher Zellen, welche den Verlängerungen der inneren Pfeiler, den sogenannten Kopfplatten derselben, aufsitzt (*e* Fig. 99, *c* Fig. 100), und mehrere äussere Reihen auf den äusseren Pfeilern. Die letzteren führen zu diesem Zweck ebenfalls Verlängerungen oder sogenannte Kopfplatten, welche in mehrere Glieder, ähnlich den Phalangen der Finger, abgetheilt sind; jedes dieser Glieder entspricht einer Reihe Haarzellen (*k*—*o* Fig. 99, *d*—e_4 und f_1—f_5 Fig. 100). Die äusseren Haarzellen sind übrigens nur

holtz, Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 198 f. und von Hensen, Hermann's Handbuch der Physiologie, III, S. 21 f. sowie auf den kurzen Abriss in meinem Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 707, 712.

in der Schnecke der Säugethiere zu finden: man zählt deren vier bis fünf Reihen beim Menschen (Fig. 100), drei bei den übrigen Säugethieren (Fig. 99).

Alle hier genannten Epithelialgebilde, eigentliche Epithelzellen, Corti-sche Bogen und Haarzellen, sind von einigen Membranen überkleidet, welche wahrscheinlich als Ausscheidungsproducte der Epithelzellen zu betrachten sind. Zunächst werden nämlich die letzteren von einer netzförmig durchbrochenen Lamelle (lamina reticularis) bedeckt, deren siebförmige Oeffnungen namentlich die Köpfe der Haarzellen in sich aufnehmen, so dass nur die Cilien über sie vorragen (*c* und *q* Fig. 99, e_1—e_4 Fig. 100). Darüber kommt dann eine zarte Membran, die sogenannte Deckmembran, welche alle andern Theile überzieht. Die Hörnervenfasern treten zunächst in die Spindel der Schnecke ein, durchsetzen hier kleine Ganglien (*N* Fig. 98), um dann durch die in regelmässiger Anordnung neben einander gelegenen Löcher der crista spiralis zum Corti'schen Organ zu treten. Zwischen diesen Löchern der crista liegen die oben erwähnten Gehörzähnchen; in Fig. 98 ist eines derselben auf dem Durchschnitt (*Cr*), in Fig. 99 (*A*) sind sie auf der Fläche zu sehen. Unmittelbar nach ihrem Austritt aus der crista spiralis durchsetzen die Nervenfasern ein Lager kleiner rundlicher Zellen, welche vielleicht die Bedeutung von Ganglienzellen besitzen; ihre letzten mit Sicherheit zu verfolgenden Ausläufer hängen dann mit der Reihe der inneren Haarzellen zusammen. Uebrigens ist eine ähnliche Verbindung mit den äusseren Haarzellen um so wahrscheinlicher, als an denselben deutliche Nervenfortsätze getroffen werden und einzelne Nervenfasern sich bis in ihre Nähe verfolgen lassen[1]).

Unsere Vermuthungen über die physiologische Bedeutung der das Corti'sche Organ zusammensetzenden Theile stützen sich auf die psychologische Thatsache, dass der Gehörssinn ein analysirender Sinn ist. Wir zerlegen unmittelbar in unserer Empfindung eine Klangmasse, falls dieselbe nicht allzu zusammengesetzt ist, in ihre einzelnen Bestandtheile. Hieraus lässt sich schliessen, dass jeder dieser Bestandtheile ein besonderes Endorgan in unserm Ohr in Erregung versetzt, so dass wir eine zusammengesetzte Erregung als eine gewisse Summe einfacher Erregungen empfinden. Helmholtz hat diese hervorragende Eigenschaft unseres Gehörssinnes aus der Mechanik des Mittönens abgeleitet[2]). Wenn wir bei aufgehobenem Dämpfer gegen den Resonanzboden eines Klaviers singen, so gerathen diejenigen Saiten in Mitschwingung, deren Töne in dem gesungenen Klang als Bestandtheile enthalten sind. Dächten wir uns also jede Saite empfin-

1) Vgl. W. Waldeyer, Hörnerv und Schnecke in Stricker's Gewebelehre, S. 915 und die ebend. S. 961 angeführte Literatur.

2) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 219f.

dend, so würde das Klavier eine ähnliche Klanganalyse ausführen, wie sie in unserm Ohr stattfindet. Demnach nimmt man an, die den einzelnen Fasern des Hörnerven anhängenden Endgebilde seien in der Weise verschieden abgestimmt, dass jeder einfache Ton immer nur bestimmte Nervenfasern in Erregung versetze. Man hat früher in den Corti'schen Bogen solche abgestimmte Endapparate vermuthet [1]. Nachdem nachgewiesen ist, dass die Corti'schen Bogen gar nicht direct mit Nervenfasern zusammenhängen, und dass dieselben überdies in der Schnecke der Vögel und Amphibien ganz fehlen [2], lässt sich diese Ansicht nicht mehr aufrecht erhalten. Von den Haarzellen, den wirklichen Endgebilden der Nervenfasern, lässt sich aber wegen ihrer ausserordentlich geringen Masse nicht annehmen, dass sie nur durch bestimmte Töne erregbar seien. Vielmehr werden die Cilien, sobald das Labyrinthwasser durch Schallschwingungen in Bewegung geräth, dieser Bewegung folgen: es werden daher, wenn ein einfacher Ton in das Ohr dringt, alle Cilien mitschwingen, und eine zusammengesetzte Klangmasse wird dieselben ebenfalls in Schwingungen versetzen. Die Gehörsreizung, so weit sie durch die Haarzellen allein vermittelt wird, mag also bei verschiedenen Klängen zwar qualitativ verschiedene Empfindungen bewirken, aber zu einer Analyse derselben in ihre einfachen Bestandtheile liegt keinerlei Grund vor. Diese kann demnach nicht durch die Nervenendigungen selbst sondern nur durch die in der Umgebung derselben auftretenden Theile zu Stande kommen. Die letzteren zeigen aber allein in der Schnecke eine solche Beschaffenheit, dass eine Anpassung an verschiedene Tonhöhen möglich ist, und zwar liegt es am nächsten hier an die Grundmembran zu denken, die, worauf Hensen [3] zuerst aufmerksam machte, an ihren verschiedenen Stellen eine hinreichend verschiedene Breite besitzt, um eine Abstufung ihrer Abstimmung für alle dem menschlichen Ohr zugänglichen Tonhöhen annehmen zu lassen. Indem nämlich die Breite des Schneckenkanals sich von der Basis gegen die Spitze der Schnecke hin immer mehr verkleinert, nimmt gleichzeitig die Grundmembran in ihrem Querdurchmesser ab. Die einzelnen Theile derselben müssen sich also, da die Spannung der Membran in ihrer Länge verschwindend klein gegen die quere Spannung zu sein scheint, wie Saiten von verschiedener Länge verhalten, indem die breiteren Theile auf tiefere, die schmäleren auf höhere Töne abgestimmt sind.

---

1) Helmholtz in den zwei ersten Ausgaben seiner Lehre von den Tonempfindungen. In der dritten (S. 229) hat er sich der Hensen'schen Hypothese angeschlossen, dass die Grundmembran je nach der verschiedenen Breite ihrer Abschnitte auf verschiedene Töne abgestimmt sei. Siehe unten.

2) Hasse, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XVII, S. 56, 461, XVIII, S. 72, 359.

3) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XIII, S. 481.

Zweifelhafter ist die Rolle der Corti'schen Bogen. Vielleicht sind sie, ähnlich den Otolithen in den Vorhofssäckchen, zur Dämpfung der Schwingungen bestimmt, wozu sie bei ihrer bedeutenden Festigkeit wohl geeignet scheinen [1]). Hierfür spricht wohl der Umstand, dass in der Schnecke der Vögel, wo die Bogen fehlen, Otolithen gefunden werden. Auch ist zweifellos, dass im Ohr sehr wirksame Dämpfungsvorrichtungen existiren, da die Klangempfindung den objectiven Klang eine kaum merkliche Zeit überdauert. Die Schwingungen der Grundmembran müssen aber auf die Hörnervenfasern an der Stelle, wo dieselben aus den einzelnen Löchern der crista spiralis zu ihr hintreten, unmittelbar einwirken. Den Mechanismus der Acusticusreizung in der Schnecke haben wir uns demnach wahrscheinlich folgendermassen zu denken. Zunächst werden durch die dem Labyrinthwasser mitgetheilten Schallbewegungen die Cilien der Haarzellen in Schwingungen versetzt, die im allgemeinen zusammengesetzter Natur sind, ähnlich wie dies auch von den Hörhaaren in den Ampullen anzunehmen ist. Der auf einen gewissen Ton abgestimmte Theil der Grundmembran geräth aber von seinen Hörhaaren aus nur dann in merkliche Mitschwingungen, wenn der Eigenton des Membranabschnitts ein Bestandtheil des gehörten Klanges ist. Durch die stark schwingenden Theile der Grundmembran können dann unmittelbar die ihnen anliegenden Acusticusfasern so gereizt werden, dass sie in der Zeiteinheit eine der Schwingungszahl des betreffenden Tones entsprechende Zahl von Stössen empfangen. Der Effect eines jeden Schalleindrucks ist demnach wahrscheinlich ein zusammengesetzter. Zunächst wird die Gesammtmasse der Nervenendgebilde in eine Bewegung versetzt, welche der ungetrennten Form des äussern Eindrucks entspricht, sodann aber theilen ausserdem einzelnen Nervenfasern des Acusticus Bewegungen von einfacherer Form sich mit, indem die abgestimmten Theile der Grundmembran aus der zusammengesetzten Schallbewegung einzelne einfache Bestandtheile aussondern und auf die Nervenfasern direct übertragen. Jener Vergleich des Ohres mit einem Klavier, dessen einzelne Saiten mit Nervenfasern versehen wären, ist hiernach wohl nicht ganz zutreffend. Ein zusammengesetzter Reiz versetzt die einzelnen Endgebilde des Gehörorgans, die Haarzellen, zunächst in eine complexe Erregung, welche sich den mit ihnen verbundenen Nervenfasern mittheilt; erst secundär werden nun durch die Abstimmung der Grundmembran aus dieser zusammengesetzten Bewegung einzelne einfache Schwingungen ausgesondert und für sich verstärkt. Es ist wahr-

1) Waldeyer a. a. O. S. 952. Eine andere Vermuthung hat Helmholtz aufgestellt Er glaubt, dass die Corti'schen Bogen, als relativ feste Gebilde, bestimmt seien, die Schwingungen der Grundmembran auf eng abgegrenzte Bezirke des Nervenwulstes zu übertragen. (Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 229.)

scheinlich, dass auf der vorwaltenden Stärke jener complexen und über alle Endorgane, auch diejenigen der Ampullen, verbreiteten Erregung die Geräuschempfindung beruht, während Klangempfindungen dann entstehen, wenn die Partialerregungen der einzelnen abgestimmten Theile von überwiegender Macht sind.

Die bisher betrachteten Organe der Specialsinne bieten bei aller Structurverschiedenheit insofern eine gewisse Analogie dar, als die nächsten Endgebilde der Nerven mehr oder minder veränderte Epithelialzellen mit stäbchen- oder haarförmigen Anhängen sind, welche als Angriffspunkte äusserer Bewegungen besonders geeignet erscheinen. Wesentlich anders verhält sich die Nervenendigung im Auge. Zwar als metamorphosirte Epithelialzellen sind auch hier die Endorgane der Nervenfasern, die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, ohne Zweifel anzusehen, aber sowohl die Formbeschaffenheit dieser Zellen wie die Art ihres Zusammenhangs mit den Opticusfasern verhält sich durchaus eigenthümlich. Die letzteren, die schon im Opticusstamm der Schwann'schen Primitivscheide entbehren, breiten sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven an strahlenförmig über die ganze Innenfläche der Netzhaut aus. Aller Orten beugen dann Opticusfasern nach aussen sich um und treten in grosse Ganglienzellen ein, welche von innen nach aussen gezählt die zweite Hauptschicht der Netzhaut ausmachen (*3* Fig. 101). Jede dieser Ganglienzellen entsendet nach aussen mehrere sich theilende Fortsätze, die in eine dritte ziemlich breite Schichte, welche grossentheils aus feinen Körnern besteht, hineinragen (*4*). Auf sie folgt eine Schichte kleiner Zellen (*5*), dann nochmals ein schmaler Saum aus feinkörniger Masse (*6*). In diesem pflegt der von der Ganglienzellenschichte bis hierher meist verloren gegangene Faserzusammenhang wieder sichtbar zu werden: es werden nämlich nun in verschiedener Höhe feine oder breitere Fasern durch Zellen oder Körner unterbrochen (*7*), um auf der andern Seite in die den äusseren Umfang der Retina einnehmenden Terminalgebilde, die Stäbchen und Zapfen, überzugehen (*9*). Die mit den Zapfen zusammenhängenden Körner sitzen diesen Endgebilden unmittelbar auf, sie bilden darum den äussern Saum der ganzen Körnerschichte (*8*); die Körner der Stäbchen dagegen sind von den letzteren durch einen feinen Zwischenfaden von wechselnder Länge getrennt, daher die Stäbchenkörner den grösseren inneren Theil der Schichte einnehmen (*7*). Der nach innen gegen die Opticusschichte gerichtete Fortsatz der Zapfenkörner ist breit, er besteht aus einer grösseren Zahl von Fasern, der Fortsatz der Stäbchenkörner ist sehr schmal und besteht vielleicht nur aus einer einzigen Primitivfibrille. Den ganzen Zusammenhang des Sehnerven mit seinen Endgebilden

haben wir demnach folgendermassen uns vorzustellen: die Opticusfasern (2) treten zunächst in Ganglienzellen ein (3), aus diesen treten nach aussen neue Fasern hervor, die erstens durch die Zellen der inneren Körnerschichte (5), dann durch die Zellen der äusseren Körnerschichte (7) unterbrochen werden, worauf sie in den Stäbchen und Zapfen endigen (9). Auf diese Weise bilden die letzteren ein complicirtes Nervenepithel, während die übrigen Theile der Retina in ihrer Structur sichtlich der grauen Substanz des Gehirns gleichen. Nach aussen ist jenes Nervenepithel von der Pigmentschichte bedeckt, deren membranlose Zellen einen in fester krystallinischer Form abgeschiedenen braunen Farbstoff, Fuscin genannt, enthalten [1].

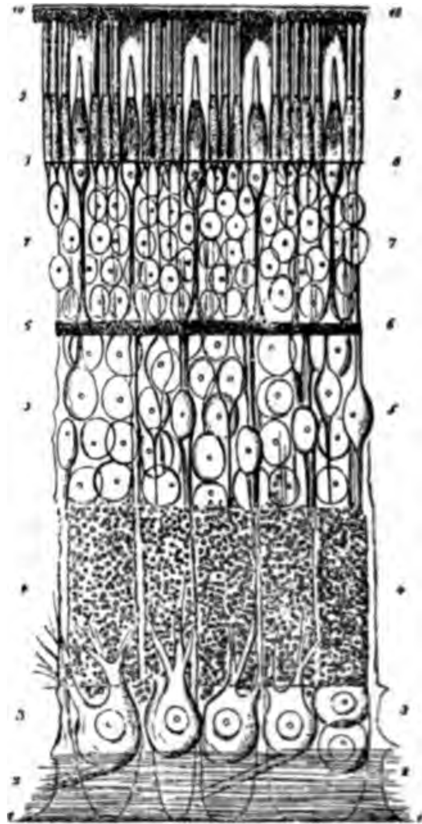


Fig. 101. Uebersicht der Schichten in der Netzhaut des Menschen. Vergr. 400. (Nach M. SCHULTZE.) 1 Structurlose innere Grenzmembran (Membrana limitans interna). 2 Opticusfaserschichte. 3 Ganglienzellenschichte. 4 Innere granulirte Schichte. 5 Innere Körnerschichte. 6 Aeussere granulirte Schichte (auch Zwischenkörnerschichte genannt). 7 Aeussere Körnerschichte mit den durchtretenden Stäbchen- und Zapfenfasern. 8 Aeussere bindegewebige Grenzmembran, welche von den Stäbchen und Zapfen siebförmig durchbrochen ist (Membrana limitans externa). 9 Stäbchen- und Zapfenschichte. 10 Pigmentschichte.

Physiologische Thatsachen zeigen, dass nur die Stäbchen und Zapfen, nicht aber die Opticusfasern oder Ganglienzellen der Retina durch Licht reizbar sind. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, wo die Stäbchen und Zapfen fehlen, ist nämlich unerregbar für Lichtreize. Sie bildet den blinden oder MARIOTTE'schen Fleck [2]. Ferner können wir bei geeigneter, namentlich schräger Beleuchtung des Auges den Schatten unserer eigenen Netzhautgefässe als nach aussen versetzte Gefässfigur wahrnehmen. Dies beweist, dass die durch Licht reizbaren Theile in den tieferen Schichten der Retina liegen [3]. Es

1) SCHULTZE, Arch. f. mikrosk. Anat. II—VII und STRICKER's Gewebelehre, S. 977 f.
2) Die Erscheinungen desselben vgl. bei den Gesichtsvorstellungen (Cap. XIII).
3) H. MÜLLER, Ueber die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefässe, Ver-

erhebt sich nun aber noch die Frage, ob die einzelnen Theile des Nervenepithels in verschiedener Weise an der Umwandlung der Lichtreizung in die Nervenerregung betheiligt seien; über diesen Punkt geben uns nur die Structurverhältnisse der Stäbchen und Zapfen einigen Aufschluss. Beide Elemente sind analog zusammengesetzt: sie bestehen aus einem Innen- und einem Aussengliede, die durch eine Querlinie von einander getrennt sind. Innen- und Aussenglied der Stäbchen sind beide cylindrisch geformt. Das breite Innenglied der Zapfen hat eine spindelförmige, das weit kürzere und schmälere Aussenglied eine kegelförmige Gestalt. Die das Licht stärker brechenden Aussenglieder zeigen zuweilen schon im frischen, immer aber im macerirten Zustande eine deutliche Querstreifung, so dass jedes aus einer Reihe sehr dünner Plättchen zusammengesetzt scheint (Fig. 102,5). Ob aber diese Plättchenstructur schon den Elementen der lebenden Netzhaut zukommt, ist zweifelhaft, da man zuweilen auch eine entgegengesetzte Zerlegung in der Form einer feinen Längsstreifung angedeutet findet (Fig. 102, 1 und 2). Dagegen zeigen die Aussenglieder der Stäbchen, so lange sie der Lichteinwirkung entzogen bleiben, in der lebenden Netzhaut eine purpurrothe Färbung, welche von einem in ihnen aufgelösten Farbstoff, dem Sehpurpur, herrührt. Er erhält sich selbst in der todten Netzhaut, wenn dieselbe dem Lichte entzogen bleibt, wird aber unter der Einwirkung des Lichtes rasch zuerst gelb und dann weiss[1]. Beim Frosch entdeckte Boll in einzelnen Stäbchen einen grünen Farbstoff, der langsamer im Lichte bleichte. Den Krystallstäbchen der Wirbellosen sowie den Aussengliedern der Zapfen fehlen solche Farbstoffe. Doch kommen bei den Vögeln in den Innengliedern der Zapfen rothe, gelbe und grüngelbe Pigmente vor, die sich übrigens von dem Sehpurpur wesentlich

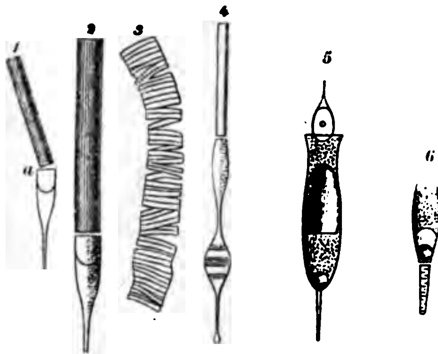


Fig. 102. Zur feineren Structur der Stäbchen und Zapfen. (Nach M. Schultze.) Stäbchen 1 vom Huhn, 2 vom Frosch, beide mit Ellipsoid (a); 3 Aussenglied zu Querscheiben zerfallend; 4 Stäbchen mit Korn vom Meerschweinchen. 5 Zapfen vom Frosch mit farbiger Kugel und Ellipsoid; 6 von der Eidechse (Lacerta agilis), Ellipsoid und Kugel von einander getrennt.

handlungen der Würzburger phys.-med. Ges. V. 1854, S. 411. Wieder abgedruckt in H. Müller's Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Leipzig 1872, S. 27 f.

1) Boll, Monatsber. der Berliner Akademie, 12. Nov. 1876, 11. Jan. und 15. Febr. 1877. Archiv f. Physiol. Jahrgang 1877, S. 4 f. Kühne, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, I, S. 1, 105, 225.

auch dadurch unterscheiden, dass sie nicht im Lichte vergänglich sind. Auch in ihrer Form zeigen die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen wesentliche Abweichungen. Das Innenglied der Stäbchen verjüngt sich an seinem inneren Ende zu einem Faden, der in eine Zelle der äusseren Körnerschichte, das sogenannte Stäbchenkorn, übergeht (Fig. 101 und 102, *b*); an seinem äusseren Ende enthält es einen planconvexen stark lichtbrechenden Körper, der seine ebene Basis dem Aussenglied zukehrt, das Stäbchenellipsoid (Fig. 102, *a*). Das Innenglied der Zapfen geht an der Grenze der Körnerschichte unmittelbar in eine Zelle der letzteren, das Zapfenkorn, über; an seinem äusseren Ende zeigt es häufig eine feine Längsstreifung (Fig. 101). Auch in ihm bemerkt man, dem Aussenglied zugekehrt, einen ellipsoidischen Körper, der hier von grösserem Umfang ist als in den Stäbchen: bei den Vögeln und Reptilien liegt entweder in ihnen oder (bei manchen Reptilien) ausserhalb und durch einen Zwischenraum getrennt ein linsenförmiger Körper: er ist es, der hier die lichtbeständigen Farbstoffe führt [1].

Unsere Lichtempfindung ist, so lange sie nicht räumlich gesondert wird, stets eine qualitativ ungeschiedene. Wir sind zwar im Stande zu entscheiden, ob verschiedene Lichteindrücke sich mehr oder weniger ähnlich, nicht aber ob die Empfindungen in ihrer Qualität einfach oder zusammengesetzt seien. Einer Analyse des Reizes, wie sie das Gehörorgan ausführt, ist also das Auge nicht fähig. Darum ist es auch nicht zulässig im Auge, ähnlich wie im Ohr, räumlich getrennte Vorrichtungen für die Perception der verschiedenen einfachen Empfindungsqualitäten vorauszusetzen, sondern wir werden annehmen müssen, dass in jedem Netzhautelement verschiedenartige physiologische Reizungsvorgänge stattfinden können, den verschiedenen Qualitäten der Lichtempfindung entsprechend. Allerdings ist aber aus Erscheinungen, die wir unten kennen lernen werden, zu schliessen, dass nicht jede Aenderung des äussern Reizes eine entsprechende Veränderung der innern Reizungsvorgänge herbeiführt, indem objectiv verschiedenartige Lichteindrücke qualitativ gleiche Empfindungen verursachen können. Aus dieser Thatsache folgt, dass das Licht in den Retinaelementen in eine Form der Bewegung sich umsetzt, welche

1) Vgl. M. Schultze in seinem Archiv f. mikr. Anatomie II, S. 165, 175, III, S. 215, 404, V, S. 1, 379, VII, S. 244, und in Stricker's Gewebelehre, S. 977 f. Schwalbe in Graefe und Saemisch Handbuch der Augenheilkunde I. 1. S. 354 f., und die ebend. S. 451 verzeichnete Literatur. Merkel, Archiv f. Ophthalmologie, XXII, S. 1. Von einigen Beobachtern sind in den Innengliedern der Stäbchen sowohl wie der Zapfen feine Fasern gesehen worden, welche man als nervöse Primitivfibrillen gedeutet hat. Da sie jedoch immer erst nach Einwirkung von Reagentien zur Erscheinung kamen, so ist es sehr wahrscheinlich, dass man es hier mit Kunstgebilden zu thun hat. Vgl. Schwalbe a. a. O. S. 413.

zwar innerhalb gewisser näher zu bestimmender Grenzen mit der Geschwindigkeit der Lichtschwingungen wechselt, aber nicht, wie die Schallempfindung, in einer constanten Beziehung zu dem objectiven Reizungsvorgange steht. Bei der bekannten Thatsache, dass gewisse chemische Verbindungen leicht durch das Licht zersetzt werden, liegt es nahe, auch hier an eine photochemische Wirkung zu denken. In der That sprechen für diese Vermuthung, abgesehen von dem angeführten Mangel eines jeden bestimmten Verhältnisses zwischen Oscillationsgeschwindigkeit und Qualität der Lichtempfindung, noch einige andere Eigenschaften der letzteren: so vor allem die ebenfalls das Auge vom Ohr unterscheidende lange Nachdauer der Reizung, welche sich zwar sehr gut mit der Annahme eines chemischen Processes, kaum aber mit der eines vergänglichen Schwingungsvorganges verträgt; ferner die Thatsache, dass bei dieser Nachdauer der Reizung, im sogenannten Nachbilde, die Qualität und Intensität der Lichtempfindung sich allmälig verändert, indem jede Farbe in ihre Complementärfarbe, und Weiss in Schwarz oder Schwarz in Weiss übergeht [1]. Eine Reihe von Erscheinungen, welche an der Netzhaut der Wirbelthiere in Folge der Lichtreizung beobachtet worden sind, verleihen der auf diese Weise schon durch die subjectiven Verhältnisse des Sehens nahe gelegten photochemischen Hypothese grössere Wahrscheinlichkeit. Diese Erscheinungen beziehen sich sämmtlich auf die in der Netzhaut vorkommenden Farbstoffe, und sie bringen so das entwicklungsgeschichtliche Resultat, wonach die erste Spur der Sehorgane in Pigmentablagerungen besteht und das Pigment den constantesten Bestandtheil lichtpercipirender Elemente darstellt, zu ihrem Rechte. Gleichwohl sind wir von einer genaueren Kenntniss der die Lichtreizung begleitenden Vorgänge in der Netzhaut noch so weit entfernt, dass die Theorie der Lichtempfindungen bis jetzt hauptsächlich auf die subjectiven Verhältnisse der Empfindung sich stützen muss [2].

Dreierlei Pigmente finden sich in den Sehwerkzeugen der verschiedenen Thiere: 1) in den Innengliedern mancher Zapfen rothe, gelbgrüne und gelbe lichtdauernde Farbstoffe, 2) in den Aussengliedern der Stäbchen bei allen Wirbelthieren ein meistens purpurrother, im Licht vergänglicher Farbstoff, der Sehpurpur, in seltenen Ausnahmen statt desselben ein grüner ebenfalls vergänglicher Farbstoff; endlich 3) ein bei den Wirbellosen die Krystallstäbchen umgebender oder frei abgelagerter, bei den Wirbelthieren die Netzhaut aussen

1) S. unten Cap. IX. Auf die oben angeführten subjectiven Erscheinungen gestützt wurde schon in der ersten Auflage dieses Werkes (1873), bei deren Erscheinen die unten zu erwähnenden objectiven Thatsachen noch nicht bekannt waren, der Vorgang der Lichtreizung als ein photochemischer bezeichnet.

2) Ueber die hierauf gegründeten Folgerungen und Hypothesen vgl. Cap. IX.

überziehender Farbstoff, welcher bei den ersteren roth, violett oder braun, bei den letzteren stets braun gefärbt und ebenfalls im Lichte dauernd ist. Das erste dieser Pigmente hat die beschränkteste, das dritte die ausgedehnteste Verbreitung, denn es ist nach dem hauptsächlichsten Ort des Vorkommens in der Umgebung der Krystallkegel nicht zweifelhaft, dass die Augenpigmente der Wirbellosen fast durchgängig der äusseren Pigmentschichte des Wirbelthierauges äquivalent sind. Unter diesen Pigmenten scheinen diejenigen der Innenglieder in den Zapfen der Vögel und Reptilien am wenigsten veränderlich durch die Lichteinwirkung. Nur die allgemeine Eigenschaft der Lichtabsorption durch Farbstoffe lässt daher vermuthen, dass sie zu der Lichtreizung in Beziehung stehen, und zwar würde wohl anzunehmen sein, dass jedes Pigment die Reizbarkeit des betreffenden Innengliedes für die ihm selbst complementäre Farbe erhöht, weil es diese am meisten absorbirt. Die stärksten Veränderungen durch die Lichteinwirkung erfährt der Sehpurpur, der gelöste Farbstoff der Stäbchenaussenglieder; zugleich ist die Geschwindigkeit dieser Veränderungen von der Wellenlänge des Lichtes abhängig, indem sie bei einfarbiger Beleuchtung im Grün am schnellsten, dann in abnehmender Stärke im Blau, Violett, Gelb, und im Roth am langsamsten erfolgen [1]. Gleichwohl ist eine directe Beziehung dieser Entfärbungsprocesse zu dem Vorgang der Lichtempfindung nicht anzunehmen, da in den Aussengliedern der Zapfen, welche beim Menschen ausschliesslich die für alle Lichtarten empfindliche Stelle des deutlichsten Sehens bilden, der Sehpurpur nicht vorkommt. Die Lichtzersetzung dieses Farbstoffs kann daher nur als ein Symptom betrachtet werden, welches im allgemeinen auf photochemische Processe in der Netzhaut hinweist und auf diese Weise einen indirecten Beleg für die photochemische Hypothese abgibt. Das dritte Pigment endlich, dasjenige der eigentlichen Pigmentschichte, welchem zugleich die meisten Augenpigmente der Wirbellosen äquivalent sind, erfährt zwar keine Veränderungen in seiner Farbe durch die Lichtbestrahlung, dagegen wird, wie Kühne gezeigt hat, das Protoplasma der Pigmentzellen durch die Lichteinwirkung in eine langsame Bewegung versetzt, in Folge deren das in ihm enthaltene Fuscin in den Zwischenräumen der Aussenglieder von Stäbchen und Zapfen bis an die Grenze der Innenglieder geführt wird, während es in der gedunkelten Netzhaut nur in den äussersten Theil jener Zwischenräume hineinreicht. Entsprechende Veränderungen zeigen die Pigmentzellen selbst: im Dunkeln sind sie namentlich in ihrer inneren Hälfte reichlich von Pigment erfüllt, bei der Be-

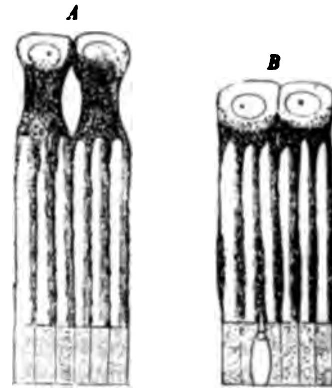


Fig. 103. *A* Stäbchenaussenglieder und Pigmentzellen einer gedunkelten Netzhaut; *B* dieselben in der belichteten Netzhaut.

1) Kühne, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, I, S. 185 f. Die eleganteste Form für die Nachweisung der Lichtbleichung besteht in der von Kühne gelehrten Herstellung von »Optogrammen«, d. h. in der Erzeugung von Bleichungsbildern auf der im Dunkeln gewesenen rothen Netzhaut.

lichtung werden sie blasser in Folge der in die Zwischenräume der Aussenglieder stattfindenden Pigmententleerung (Fig. 103) [1]. Auch diese Erscheinungen sind vorläufig nur insofern zu verwerthen, als sie lebhafte Molecularveränderungen andeuten, welche durch die Lichtbestrahlung im Auge geschehen. Da aber Veränderungen, welche an die äussere Pigmentschichte gebunden sind, in allen Wirbelthieraugen vorkommen und, wie die Gleichartigkeit der Pigmente vermuthen lässt, auch in den Sehorganen der Wirbellosen nicht fehlen werden, so ist wohl zu schliessen, dass die an das allgemeinste Pigment gebundenen Lichtwirkungen für den Vorgang der Empfindung die wesentlichsten sind, während der Sehpurpur nur ein unter speciellen Bedingungen sich bildendes Umsetzungsproduct zu sein scheint, das selbst für den Sehact keine directe Bedeutung besitzt; die bisweilen in den Innengliedern der Zapfen vorkommenden Pigmente endlich sind vielleicht Hülfseinrichtungen, welche die Reizbarkeit für bestimmte Farben vergrössern.

Trotz der grossen Bedeutung, welche die Sehpigmente augenscheinlich für die physiologische Transformation der Lichtschwingungen besitzen, wäre es aber schwerlich gerechtfertigt in sie selbst den Vorgang der Lichtreizung zu verlegen. Die anatomischen Untersuchungen weisen uns durchaus darauf hin, dass die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen die eigentlichen Sinneszellen sind, in welchen die Sehnervenfasern endigen, während die Aussenglieder, analog den Krystallstäbchen der Wirbellosen, eine Cuticularbildung darstellen, welche im entwickelten Zustand mit den Innengliedern nur in einem Verhältnisse der Contiguität steht und selbst keine Nerven empfängt; das nämliche gilt von den Zellen des äusseren Pigmentes und ihren protoplasmatischen Ausläufern. Wohl aber legen die Bewegungen der letzteren die Vermuthung nahe, dass durch die Lichtreizung in dem äusseren Pigment Zersetzungsstoffe entstehen, welche theils auf dem Umweg durch die Aussenglieder theils direct in die Innenglieder gelangen und so auf dieselben eine chemische Reizung ausüben. Der Erregungsvorgang selbst würde darnach im wesentlichen demjenigen entsprechen, welcher bei der Einwirkung der Geruchs- und Geschmacksreize auf die betreffenden Sinneszellen vorauszusetzen ist, mit dem Unterschied, dass bei den letzteren die Reizstoffe von aussen zugeführt werden, während sie sich bei der Lichtreizung erst im Innern des Sehapparates entwickeln. Es ist wahrscheinlich und entspricht wenigstens den sonstigen bekannteren photochemischen Erscheinungen, dass sich diese Umwandlung nicht in einem Acte vollzieht, sondern dass in dem durch seine phototropische Eigenschaft ausgezeichneten Protoplasma unter der Einwirkung des lichtabsorbirenden Pigmentes zunächst leicht diffundirbare lichtempfindliche Stoffe entstehen, welche, nachdem sie in die Sehzellen eingedrungen sind, die weitere Umwandlung zu Reizstoffen erfahren. Ohne Zweifel sind die Sehzellen fortwährend mit solchen lichtempfindlichen Stoffen erfüllt, und die Bewegung in dem äussern Pigment steht also wahrscheinlich nicht sowohl direct mit der Sehreizung als mit dem Wiederersatz der Reizstoffe in Beziehung [2]. Unter der Voraussetzung, dass die Innenglieder der Stäbchen und

1) KÜHNE, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, II, S. 112. Chemie der Netzhaut, HERMANN's Physiol. III, 1. S. 332.

2) Diese Auffassung scheint mir unter allen Umständen wahrscheinlicher als die von KÜHNE (Untersuchungen, II, S. 124) gelegentlich geäusserte Vermuthung einer mechanischen Reizung der Aussenglieder durch das Fuscin.

Zapfen die eigentlichen Sehzellen sind, lässt sich zugleich der stark lichtbrechenden Beschaffenheit der Aussenglieder ein Verständniss abgewinnen. In den Augen der Wirbellosen entsprechen diesen Aussengliedern, wie wir sahen, die Krystallstäbchen, welche, die innerste Lage der Netzhaut bildend, hier sichtlich noch als dioptrische Medien, analog der Linse und dem Glaskörper, wirken. In den Augen der Wirbelthiere hat die Lagerung der Netzhautschichten sich umgekehrt: es liegt nahe zu vermuthen, dass die Krystallstäbchen oder Aussenglieder dadurch zu katoptrischen Gebilden geworden sind. Nachdem durch die vollkommenere Entwicklung der vor der Netzhaut gelegenen brechenden Medien dioptrische Hülfsmittel in der Netzhaut selbst schon in den vollkommener gebildeten einfachen Augen der höheren Wirbellosen, wie der Cephalopoden, überflüssig geworden sind, können diese Gebilde durch ihre Umlagerung eine neue Bedeutung gewinnen, indem sie nun, als Reflexspiegel wirkend, die durch die Sehzellen hindurchgegangenen Strahlen zum Theil noch einmal in dieselben zurückwerfen und so in ihnen den Vorgang der Lichtreizung verstärken, während zu der Pigmentschichte immer noch hinreichend Licht gelangen kann, um in derselben die für die Sehfunction wesentlichen phototropischen Bewegungen auszulösen [1].

Vergleichen wir die Einrichtungen, welche in den verschiedenen Sinnesorganen zur Auffassung der Reize getroffen sind, so bietet offenbar der allgemeinste Sinn, der Gefühlssinn, die einfachsten Verhältnisse dar. Die in feine Endfibrillen zerspaltenen Nervenfasern selbst sind es, die hier die Eindrücke aufnehmen; und an besonders bevorzugten Stellen finden sich Vorrichtungen, durch welche, wie es scheint, die Nervenfasern theils den Reizen zugänglicher gemacht, theils vor allzu starken Reizen geschützt werden. Wahrscheinlich hängt diese Einfachheit der anatomischen Grundlage damit zusammen, dass die Druck- und Temperatureinwirkungen eine Beschaffenheit und Stärke besitzen, welche besondere Endgebilde zur Auffassung der Reize entbehrlich machen. Dem Gefühlssinn scheint der Gehörssinn insofern am nächsten zu stehen, als bei ihm, ähnlich wie bei den Druckempfindungen, mechanische Erschütterungen der Nervenenden die Reizung bewirken, und diese scheinen sogar in dem zur analytischen Auffassung der Schalleindrücke vorzugsweise befähigten Theil des Gehörorgans, in der Schnecke, ebenfalls die Nervenenden selber zu treffen, da die letzteren hier unmittelbar der Grundmembran aufliegen, deren Schwingungen sich ihnen mittheilen müssen. Dazu kommen dann aber in der Schnecke sowohl wie in den Ampullen der Bogengänge die Cilien der den

1) Katoptrische Apparate haben schon HANNOVER und BRÜCKE (MÜLLER's Archiv 1840, S. 326, 1844, S. 444) in den Aussengliedern vermuthet. Die Annahme, dass dieselben lichtpercipirende Apparate seien, wurde dagegen von M. SCHULTZE und W. ZENKER (Archiv f. mikr. Anat. III, S. 248), sowie von G. ST. HALL vertreten (Proc. Americ. Acad. XIII, p. 402). Die ersteren suchten die Farbenreizung aus den Interferenzerscheinungen dunner Plättchen, HALL aus der verschiedenen Brennweite der Strahlen abzuleiten. Zur Kritik dieser Hypothesen vgl. die erste Auflage des vorliegenden Werkes S. 333 f.

Nervenfasern aufsitzenden epithelförmigen Endzellen, welche durch die Leichtigkeit, mit der sich mechanische Erschütterungen auf sie übertragen, geeignet sind Schallreize von geringer Intensität und von verschiedener Form auf die Nervenfasern fortzupflanzen. Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse bei den drei weiteren Specialsinnen. In der Geruchs- und Geschmacksschleimhaut sind die äusseren Bedingungen zwar insofern übereinstimmende, als auch hier cilien- oder borstenförmige Fortsätze der Endepithelien die Reizeinwirkung vermitteln. Aber dabei pflanzt nicht einfach die mechanische Bewegung als solche auf die Endgebilde sich fort, sondern es ist höchst wahrscheinlich eine chemische Einwirkung, welche eine Bewegung jener Fortsätze und durch sie den Reizungsvorgang hervorruft. Hier weicht also die Art des letzteren wesentlich von seiner äusseren Ursache ab. Sehr verschiedene Reize können daher den nämlichen Erregungsvorgang auslösen, die Beziehung zwischen Qualität der Empfindung und Form des Reizes ist nur eine indirecte, insofern gewissen Classen chemischer Einwirkung übereinstimmende Formen der Erregung zu entsprechen pflegen. Aber die Empfindung folgt nicht, wie bei den Tönen und Klängen, stufenweise der Form des Reizes, sondern sie ist nur ein verhältnissmässig rohes Reagens für gewisse bedeutendere Differenzen der chemischen Einwirkung.

Schon in dieser Beziehung schliesst sich der Gesichtssinn den beiden letztgenannten Sinnen näher als dem Gehörs- und dem Tastsinne an. Er unterscheidet sich von ihnen nicht sowohl durch die Feinheit der objectiven Reizanalyse, — hierin übertrifft er sie kaum, da sehr verschiedene Formen der Lichtreizung für die Empfindung nicht unterscheidbar sind, — als durch die Genauigkeit in der Unterscheidung der subjectiven Reizerfolge, der Empfindungen, welche er in die stetige Mannigfaltigkeit der Farben ordnet, der im Gebiete jener niedrigeren chemischen Sinne kein ähnlich ausgebildetes Continuum entspricht. Vielmehr sind hier zu einem solchen nur Bruchstücke vorhanden, welche sich theils in gewissen Geruchs- und Geschmacksnuancen, theils in Mischempfindungen zu erkennen geben [1]. Bei den mechanischen Sinnen steht offenbar der Vorgang in den Endnervenfasern dem äusseren Reizungsvorgang viel näher, wir empfinden den letzteren mit ihnen gleichsam unmittelbarer als mit den chemischen Sinnen, bei denen die Form der Erregung in höherem Grade von der unbekannten Molecularconstitution der Endorgane abhängt. Insofern sind

1) Es muss übrigens zugestanden werden, dass es Organismen geben mag, bei denen die beim Menschen nur als Anlage vorhandene Disposition zu einem Continuum der Geruchs- und der Geschmacksempfindungen zu einer wirklichen Ausbildung gelangt ist, ebenso wie anderseits wahrscheinlich Organismen existiren, denen das Continuum der Gehör- und der Lichtempfindungen, das der Mensch besitzt, fehlt, obgleich sie einzelne Schall- und Lichtarten unterscheiden können.

die mechanischen Sinne die einfacheren. Der allgemeinste unter ihnen, der Tastsinn, ist die Grundlage für die Entwicklung der vier Specialsinne gewesen. Bei dreien der letzteren hat sich diese Entwicklung wohl im Anschlusse an Wimperzellen vollzogen, die im niederen Thierreich als besondere Ausstattung einzelner Theile der Hautbedeckung auftreten. Denn die Hörhaare, die Fortsätze der Riech- und Geschmackszellen sind Cilien, die durch Lage und Beschaffenheit für bestimmte Reizformen vorzugsweise empfänglich sind. Andere Epithelzellen der Hautbedeckung sind durch Pigmentablagerung und Cuticularbildungen der photochemischen Wirkung des Lichtes vorzugsweise zugänglich und so zu Aufnahmegebilden für Lichtreize geworden.

Als eine allen Sinnesorganen gemeinsame Einrichtung, die auf übereinstimmende Erfordernisse hindeutet, ist endlich das Auftreten von Ganglienzellen zu betrachten, welche den Sinnesnervenfasern in der Regel kurz vor ihrer Endigung interpolirt sind. Nach den Grundsätzen der allgemeinen physiologischen Mechanik des Nervensystems sind die Ganglienzellen überall Apparate zur Ansammlung von Arbeitsvorrath, welche, je nach der Art ihrer Verbindung mit den Nervenfasern, entweder zugeleitete Erregungen hemmen oder solche verstärkt durch die in ihnen frei werdenden Kräfte auf weitere Fasern übertragen [1]). Es kann nicht bezweifelt werden, dass in den Ganglienzellen der Sinnesnerven eine Uebertragung der letzteren Art stattfindet, oder dass, um in der Sprache der früher entwickelten Molecularhypothese zu reden, die Sinnesnervenfasern auf ihrer peripherischen Seite mit der peripherischen Region der Zellen in Verbindung stehen. (S. 265.) Darnach können diese Anfangszellen als Vorrichtungen betrachtet werden, welche theils den durch die besonderen Endgebilde zugeleiteten Reizungsvorgang nochmals verstärken, theils die für eine grössere Zahl aufeinander folgender Reizungen erforderliche Kraftsumme den Nerven zur Verfügung stellen.

Noch völliges Dunkel schwebt jedoch über der Frage nach den Beziehungen der in den Endgebilden der Sinnesorgane durch den Reiz verursachten Processe zu demjenigen Vorgange, welcher in den Sinnesnerven weiter geleitet zum Gehirn gelangt. Bleibt dieser Vorgang bis zu seinem centralen Endpunkte von derselben nach der Form der Reize wechselnden Form wie in den peripherischen Endgebilden, oder findet bei der Fortpflanzung eine nochmalige und vielleicht im Gehirn eine dritte Transformation statt? Man hat bis jetzt die letztere Annahme bevorzugt, indem man einerseits an der Lehre von der specifischen Energie der Sinnesnerven

1) Vgl. Cap. VI. Obgleich dem Tastorgan specifische Endapparate am meisten mangeln, so ist doch auch hier, wie wir auf S. 237 sahen, die grössere Reizbarkeit der Endausbreitungen nachweisbar.

festhielt, anderseits aber den Satz von der functionellen Indifferenz der Nervenfasern stillschweigend oder ausdrücklich annahm. Nach der Lehre von der specifischen Energie ist die Qualität der Empfindung eine der Substanz eines jeden Sinnesnerven durchaus eigenthümliche Function. Indem wir Licht, Schall, Wärme u. s. w. empfinden, kommt uns nichts von dem äussern Eindruck sondern nur die Reaction unserer Empfindungsnerven auf denselben zum Bewusstsein. Die specifische Energie aber äussert sich in doppelter Weise: einmal darin, dass jeder Sinnesnerv bestimmten Reizen allein zugänglich ist, so der Sehnerv dem Licht. der Hörnerv dem Schall u. s. w., und sodann darin, dass jeder Nerv auf die allgemeinen Nervenreize, namentlich die mechanische und elektrische Erregung, nur in der ihm specifischen Form reagirt. Es wurde schon gelegentlich bemerkt, wie der erste dieser Sätze für die verbreitetste Classe der Sinnesnerven, nämlich für diejenigen der Haut und anderer sensibler Organe, nicht gilt, insofern für sie ein allgemeiner Nervenreiz, der mechanische, zugleich ein ihnen adäquater Reiz ist. Bei den vier Specialsinnen scheint aber die specifische Reizbarkeit nicht sowohl auf einer specifischen Eigenthümlichkeit der Nerven zu beruhen als darauf, dass jedem der letzteren besondere Endgebilde beigegeben sind, welche die Uebertragung bestimmter Formen der Reizbewegung auf die Nervenenden vermitteln. So hat man denn auch die Lehre in ihrer ursprünglichen Form meistens aufgegeben und die specifische Form der Sinnesleistung ausschliesslich auf die Endgebilde in den Sinnesorganen und im Gehirn zurückgeführt. Die Nervenfasern werden nach einem oft gebrauchten Bilde mit Telegraphendrähten verglichen, in denen immer dieselbe Art des elektrischen Stromes geleitet wird, der aber, je nachdem man die Enden des Drahtes mit verschiedenen Apparaten in Verbindung setzt, die verschiedensten Effecte hervorbringen, Glocken läuten, Minen entzünden, Magnete bewegen, Licht entwickeln kann u. s. w.[1]). Wird nun ausserdem zugegeben, dass die peripherischen Endgebilde nach ihrer ganzen Einrichtung wahrscheinlich nur die Uebertragung der specifischen Reizformen auf die Nervenfasern, nicht selbst die Empfindung vermitteln, so bleiben allein die centralen Sinnesflächen im Gehirn übrig, auf deren mannigfache Energieen alle Unterschiede der Empfindung zurückzuführen wären. Sollte man aber auch die peripherischen Endgebilde selbst Theil nehmen lassen an dem Act der Empfindung, so würde man doch über eine solche specifische Energie der centralen Sinnesflächen nicht hinwegkommen, da nach Hinwegfall des Sinnesorgans die Reizung des Nerven noch specifische Empfindungen auslöst. Man müsste dann in den Central-

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 233.

theilen immerhin Verschiedenheiten der Vorgänge annehmen, die als eine Art Zeichen oder Signale den Verschiedenheiten der peripherischen Reizungsvorgänge entsprächen. Nun lehrt aber die Gehirnphysiologie, dass der Satz von der functionellen Indifferenz im selben Umfange, in welchem er in Bezug auf die Nervenfasern angenommen ist, auch auf die centralen Endigungen derselben ausgedehnt werden muss. Offenbar hatte man bei dieser Verlegung in die Centraltheile nur den Kunstgriff gebraucht, den Sitz der specifischen Function in ein Gebiet zu verschieben, das noch hinreichend unbekannt war, um über dasselbe beliebige Behauptungen wagen zu können [1]).

Zu den Schwierigkeiten, welche der Lehre von der specifischen Energie in ihrer Anwendung auf die verschiedenen Sinne anhaften, kommen jedoch grössere, sobald man dieselbe den Erfahrungen über die qualitativen Empfindungsverschiedenheiten eines und desselben Sinnes anpassen will. Im Sehnerven sollen nach der von Helmholtz adoptirten und modificirten Hypothese Young's dreierlei Nervenfasern existiren, roth-, grün- und violett-empfindende. Nun wird aber der örtlich beschränkteste Lichteindruck niemals in einer bestimmten Farbe wahrgenommen: man ist also genöthigt auf der kleinsten Fläche der Retina schon eine Mischung dieser drei Fasergattungen oder ihrer Endgebilde vorauszusetzen, eine Annahme, welche mit dem Durchmesser der Stäbchen, deren jedes, wie es scheint, nur je eine Primitivfibrille aufnimmt, kaum in Einklang zu bringen ist. Noch grösser werden die Schwierigkeiten im Gehörorgan. Hier muss man wegen der analysirenden Fähigkeit des Ohres annehmen, dass jedem einfachen Ton von bestimmter Höhe eine bestimmte Nervenfaser entspreche, welche mit dem auf sie abgestimmten Theil der Grundmembran in Verbindung stehe. Nun ist aber unsere Tonempfindung eine stetige, sie springt nicht plötzlich sondern geht allmälig von einer Tonhöhe zur andern über. Man müsste also fast unendlich viele Nervenfasern postuliren. Um dem zu entgehen, setzt Helmholtz voraus, durch einen Ton, der zwischen den der specifischen Empfindung je zweier Fasern entsprechenden Tönen in der Mitte liege, würden beide in Erregung versetzt, und zwar beide gleich stark, wenn der betreffende Ton genau die Mitte halte zwischen den zwei Grundempfindungen, verschieden stark, wenn er der einen oder andern näher stehe [2]). Dies steht aber im Widerspruch mit der Thatsache, dass ein einfacher Ton immer nur eine einfache Empfindung bewirkt. Bei

1) Vgl. Cap. V, S. 208 f.

2) Helmholtz a. a. O. S. 230. Ich habe mir erlaubt, statt der Abstimmung der Corti'schen Bogen oder der ihnen entsprechenden Theile der Grundmembran, wovon Helmholtz redet, die Grundempfindungen der Nervenfasern zu setzen, was in der Sache auf dasselbe hinauskommt, aber den Widerspruch der Hypothese mehr ins Licht setzt.

den Tönen, welche in dem Intervall zwischen den Grundempfindungen zweier Nervenfasern gelegen sind, müsste nothwendig die Empfindung eine zusammengesetzte sein. Auf die anatomischen Schwierigkeiten, die sich in andern Sinnesgebieten erheben, will ich hier nur kurz hinweisen. In der Haut müssten mindestens dreierlei Nerven, Druck-, Wärme- und Kältenerven, angenommen werden; in der Geruchs- und Geschmacksschleimhaut wären für die verschiedenen Sinneseindrücke wieder specifisch verschiedene Endgebilde mit zugehörigen Nervenfasern vorauszusetzen, wozu die anatomische Untersuchung schlechterdings noch gar keine Anhaltspunkte geboten hat.

Die Verhältnisse am Gehörorgan, die nach physiologischer und anatomischer Seite bis jetzt am klarsten dargelegt sind, geben die beste Lösung dieser Schwierigkeiten, in welche die Lehre von den specifischen Energieen verwickelt. Nehmen wir der jetzt herrschenden Vorstellung gemäss an, die Grundmembran sei in ihren verschiedenen Theilen auf die verschiedenen dem Ohr empfindbaren Töne abgestimmt, so lässt sich, wie oben schon angedeutet, die einfache Tonempfindung aus der unmittelbaren mechanischen Erregung der Nervenenden ableiten. Diese wird in analoger Weise wie bei der sogenannten mechanischen Tetanisirung der Muskelnerven vor sich gehen, bei welcher die Muskeln durch schnell und in gleichen Intervallen auf einander folgende mechanische Stösse zu dauernder Zusammenziehung gebracht werden[1]. Wir können uns dann aber vorstellen, dass eine und dieselbe Nervenfaser, wenn sie successiv mit den verschiedenen Theilen der Grundmembran in Berührung käme, auch successiv verschiedene Tonempfindungen vermittelte, indem jeder momentanen Erregung ein einmaliger Reizungsvorgang, einer n-mal in der Zeiteinheit erfolgenden Erregung also ein n-maliger entspricht. Diese Annahme würde nur dann unhaltbar sein, wenn sich ergeben sollte, dass die Reizung im Nerven ein zu kurzer Vorgang ist, um auch den schnellsten Schwingungen, welche unser Ohr noch als Ton aufzufassen vermag, folgen zu können. In der That haben wir nun in Cap. VI gefunden, dass jede momentane Reizung eine sehr lange Zeit im Nerven nachdauert. Aber die Dauer der ganzen Reizungsperiode schliesst nicht aus, dass der Nerv periodischen Erregungen von viel kürzerer Dauer mit einem Auf- und Abwogen seiner eigenen Reizungswelle zu folgen vermag; hierfür ist nur erforderlich, dass die Maxima der einzelnen Reizungsperioden nicht völlig zusammenfliessen. In der That wird nun durch Beobachtungen am Muskel der Satz, dass der Reizungsvorgang im Nerven bei periodischer Reizung die gleiche Periode wie der äussere Reizungsvorgang einhält, in gewissem Umfang bestätigt.

1) Vgl. mein Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 541.

Reizt man nämlich den Muskelnerven durch periodische elektrische Stromstösse, so befindet sich der in Contraction gerathene Muskel in Schwingungen von gleicher Geschwindigkeit, welche sich durch einen leisen Ton zu erkennen geben [1]). Bei diesem Versuch setzt aber die Trägheit der Muskelsubstanz dem Umfang der Schwingungsperioden eine ziemlich enge Grenze. Im Nerven kann die Reizung mit ihren periodischen Ab- und Zunahmen jedenfalls in viel weiterem Umfange der periodischen Reizung folgen. Ein gewisses Mass der Vergleichung dürfte hier die Untersuchung der Veränderungen des Muskel- und Nervenstroms bieten. Die negative Schwankung, welche nach einer instantanen Reizung eintritt, dauert nach den Versuchen von J. Bernstein vom Moment der Reizung an gerechnet beim Nerven im Mittel 0,0005, beim Muskel 0,003 Secunden [2]). Sonach würde bei einer intermittirenden Reizung des Nerven von 2000 einzelnen Stössen in der Secunde jeder einzelne Reizungsvorgang vollständig ablaufen können, ehe ein neuer anfinge. Sollten dagegen nur die Maxima der einzelnen Reizungscurven noch von einander sich sondern, so würde, wie aus den von Bernstein gegebenen Ermittlungen zu schliessen ist, nahezu eine 10mal so schnell, also 20 000 mal in der Secunde erfolgende Reizung eben noch einen intermittirenden Reizungsvorgang nach sich ziehen. Diese Zahl fällt nahe mit der Grenze zusammen, welche man für die höchsten noch wahrnehmbaren Töne gefunden hat [3]). Hiernach scheint uns nichts der Annahme im Wege zu stehen, dass die Schallreizung nur eine besondere Form der intermittirenden Nervenreizung sei, und dass speciell die Tonempfindung auf einem regelmässig periodischen Verlauf der Reizungsvorgänge in den Acusticusfasern selber beruhe. Die Acusticusfasern sind aber nach unserer Ansicht nur desshalb die einzigen, die der Tonempfindung fähig sind, weil allein an den Enden des Hörnerven jene Vorrichtungen angebracht sind, welche sich zur Unterhaltung regelmässig periodischer Reizungen eignen, und durch welche daher auch in dem Sinnesnerven eine specielle Anpassung an die Formen intermittirender Reizung eintreten konnte.

Was die übrigen Sinnesnerven betrifft, so scheint hier die grösste Wahrscheinlichkeit dafür obzuwalten, dass der Erregungsvorgang in ihnen kein periodischer und nicht einmal ein intermittirender sei. Hierfür spricht namentlich die bei denselben vorhandene Nachdauer der Empfindung, welche auf bleibende und allmälig sich ausgleichende Veränderungen durch die Reizung hindeutet. Auch hierfür besitzen wir in den Erscheinungen der Muskelreizung eine Analogie. Wenn wir nämlich den Muskel nicht

1) Helmholtz, Monatsber. der Berliner Akademie. 23. Mai 1864.
2) Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang, S. 24, 64.
3) Vgl. Cap. IX.

mittelst intermittirender Reize sondern mittelst Durchleitung eines constanten Stromes durch den Muskel selbst in Contraction versetzen, so geräth er ebenso wie bei der raschen intermittirenden Reizung in dauernde Zusammenziehung, aber er befindet sich nicht wie bei dieser in tönenden Schwingungen [1]. Nach Analogie dieser Vorgänge am Muskel lassen sich zweierlei Arten denken, wie sich mit dem Wechsel der äussern Reize der Process der Reizung im Nerven verändern kann. Entweder können die Molecularvorgänge in ihrer Beschaffenheit constant bleiben, während die periodische Aufeinanderfolge ihrer Zu- und Abnahme variirt: dies ist der Fall. den wir bei der Schallreizung voraussetzen. Oder es können die Unterschiede des Verlaufs verschwinden, während in der Natur der Molecularvorgänge je nach der Art der Reizung Veränderungen eintreten: dies ist der Fall, den wir bei den chemischen Sinnen vermuthen. In beiden Fällen wird der Molecularvorgang in der Nervenfaser nach der Erregungsform der peripherischen Endgebilde sich richten, so dass die schliesslich in den centralen Zellen ausgelösten Processe eben nur desshalb verschieden sind und als verschiedene Empfindungen zum Bewusstsein kommen, weil die Molecularvorgänge, die von den Nerven aus in ihnen anlangen, entweder in ihrem periodischen Verlauf, wie bei den Klangempfindungen, oder in ihrer sonstigen Natur, wie bei den Erregungsweisen der chemischen Sinne, sich unterscheiden. In der That dürfte dies der einzige Weg sein, auf welchem die Erfahrungen über die functionelle Scheidung der Organe mit dem Satz von der functionellen Indifferenz der Elementartheile in Einklang zu bringen sind. Da jener Wechsel in der Beschaffenheit der Molecularvorgänge nur durch die Art und Weise verursacht ist, wie die einzelnen Elemente unter einander und in den Sinnesorganen mit den äussern Reizen in Berührung gebracht sind, so wird hiermit die Annahme einer specifischen Function der einzelnen Nervenelemente hinfällig, insofern man den Begriff der letzteren nicht auf die Fähigkeit der Einübung und Anpassung beschränken will.

Auf eine solche Anpassung lässt sich insbesondere diejenige Erfahrung zurückführen, welche der Lehre von der specifischen Energie zur wesentlichsten Stütze gedient hat: die Erfahrung, dass die einzelnen Sinnesnerven jede Art der Reizung in der ihnen eigenen Qualität der Empfindung beantworten. Wir sahen bereits, dass neue Leitungswege innerhalb der Nervencentren sich ausbilden können, indem die Fähigkeit bestimmter Theile der Nervensubstanz eine ihnen zugeleitete Erregung fortzupflanzen durch die Uebung zunimmt. Im wesentlichen dieselbe Anpassung mussten wir statuiren, um zu erklären, dass centrale Elemente für andere, deren Leistung aufgehoben ist, in functioneller Aushülfe eintreten [2]. Die nämliche Erscheinung nun, die wir bei der Herstellung

---

1) Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, S 121. Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 544.
2) Vgl. S. 209, 225.

neuer Hauptbahnen und bei der Uebernahme neuer Functionen beobachten, brauchen wir nur auf die besonderen Formen der Reizung auszudehnen, um jene Erfahrungen, welche die specifische Energie scheinbar direct bezeugen, alsbald begreiflich zu finden. Bei aller Uebereinstimmung in gewissen allgemeinen, von ihrer ähnlichen chemischen Zusammensetzung herrührenden Eigenschaften wechseln doch die besonderen Molecularvorgänge in den einzelnen Sinnesnerven nach der Natur der ihnen zugeführten Reize. Wo aber einmal in einer gewissen Nervenfaser Vorgänge bestimmter Art sich ausbilden, da werden auch die complexen Molecüle der Nervensubstanz eine Beschaffenheit annehmen, welche sie zu dieser bestimmten Form der Molecularbewegung vorzugsweise befähigt, so dass jede eintretende Erschütterung des Moleculargleichgewichts die nämliche Form der Bewegung hervorruft. Wie also, nach den Erscheinungen der stellvertretenden Function und gewissen Thatsachen der allgemeinen physiologischen Mechanik[1]) zu schliessen, oft wiederholte Reizanstösse eine immer grössere Beweglichkeit der Molecüle im allgemeinen begründen, so werden oft wiederholte Reizvorgänge von bestimmter Form eine Disposition zurücklassen, wonach überhaupt jede Reizung die nämliche Form einhält. Dieser specielle Satz ergibt sich aus dem allgemeinen von selbst, wenn wir jene Dispositionen, wie wir wohl nicht anders können, auf eine Veränderung des Gleichgewichtszustandes der complexen Molecüle zurückführen. Denn eine solche Veränderung wird immer darin bestehen müssen, dass das Moleculargleichgewicht nach einer bestimmten Richtung ein labiles geworden ist, und zwar eben nach jener Richtung, in welcher regelmässig die mit der Reizung verbundene Gleichgewichtsstörung, welche die Disposition begründet, bestanden hat.

Schliesslich können zu Gunsten der Anwendung des Princips der Indifferenz auf die ursprünglichen Eigenschaften der Sinnesnerven noch zwei, wie es scheint, entscheidende Gründe angeführt werden. Indem die Lehre von der specifischen Energie jedem Sinnesnerven oder jedem centralen Element eine eigenthümliche Form der Empfindung zuschreibt, kann sie die empirisch feststehende Thatsache nicht erklären, wie es komme, dass doch eine gewisse Zeit hindurch die Function der einzelnen Sinnesorgane durch die ihnen adäquaten Reize unterhalten sein muss, wenn die eigenthümliche Form der Empfindung auch nach dem Verlust des Sinnesorgans fortbestehen soll. Blind- und Taubgeborenen mangelt absolut die Licht- und Klangempfindung, obgleich die Sinnesnerven und ihre centralen Endigungen vollkommen ausgebildet sein können, da Atrophie der Nervenelemente in Folge von Functionsmangel erst im postfötalen Leben sich einstellt[2]), und es an einer Erregung der centralen Elemente durch die gewöhnlichen Formen automatischer centraler Reizung nicht fehlt. In der That erhalten sich bei vollständig Erblindeten und Tauben viele Jahre hindurch die Licht- und Klangempfindungen in der Form von Träumen, Hallucinationen und Erinnerungsbildern[3]). Aber Bedingung hierzu ist immer, dass eine gewisse Zeit hindurch das peripherische Sinnesorgan functionirt habe. Nach unserer Hypothese erklärt sich diese Erfahrung unmittelbar aus der Anpassungsfähigkeit der Nervensubstanz,

1) Vgl. Cap. VI, S. 259.

2) A. FOERSTER, Die Missbildungen des Menschen. Jena 1861, S. 59, 78 f.

3) Ich habe über diese Frage mit einem intelligenten, wissenschaftlich gebildeten Manne correspondirt, der in seinem achten Lebensjahre total erblindet, jetzt (1872) etwa zwischen dreissig und vierzig steht. Derselbe versichert mich, dass seine Traum- und Erinnerungsbilder die volle Lebhaftigkeit ihrer Farben bewahrt haben.

während die Lehre von der specifischen Energie dafür schlechterdings keine Erklärung weiss. Zweitens muss die letztere Lehre annehmen, jedes Sinneselement bewahre seine eigenthümliche Function unverändert durch alle Zeiten der Entwicklung. Denn sollte sich etwa die eine Form der Function aus der andern hervorgebildet haben, so wäre sie eben keine specifische mehr. Sollten also die Fähigkeiten des Hörens, Sehens, überhaupt die höheren Sinnesverrichtungen irgend einmal im Thierreich entstanden sein, so wäre dies nur auf dem Wege einer vollständigen Neuschöpfung der betreffenden Nervenelemente möglich, nie aber auf dem der Entwicklung aus niedereren Sinnesformen. Hierdurch setzt sich die Lehre von der specifischen Energie in directen Widerspruch mit der Annahme einer Entwicklung der organischen Wesen und ihrer Functionen, während die Hypothese der Anpassung der Reizvorgänge an den Reiz nur als die besondere Form erscheint, welche die Entwicklungstheorie in Bezug auf die Entwicklung der Sinne annimmt. So dürfen wir denn eine Anschauung, zu welcher von so verschiedenen Seiten her unabhängige Wege führen, und aus welcher alle bekannten Erfahrungen sich ableiten lassen, wohl als hinreichend begründet ansehen, um sie einer andern vorzuziehen, die mit der Mechanik der Nerven, der Physiologie der Sinne und der allgemeinen Entwicklungsgeschichte gleich unvereinbar ist, und von der in der That schwer wäre einzusehen, wie sie so lange ihre Herrschaft behaupten konnte, wäre sie nicht durch die in der Naturwissenschaft lange herrschende speculative Richtung begünstigt worden. Die philosophische Grundlage der neueren Naturwissenschaften überhaupt und ganz besonders der Sinneslehre ruhte bisher auf KANT. Die Lehre von den specifischen Energieen ist ein physiologischer Reflex des KANT-schen Versuchs, die a priori gegebenen oder, was man meist für das nämliche hielt, die subjectiven Bedingungen der Erkenntniss zu ermitteln, wie dies bei dem hervorragendsten Vertreter jener Lehre, bei J. MÜLLER, deutlich hervortritt[1]. Auch liessen sich die früheren physiologischen Erfahrungen über die Sinne ohne Schwierigkeit mit der Annahme der specifischen Energie in Einklang bringen. Erst die speciellen Gestaltungen, welche man dieser geben musste, um die neueren Beobachtungen im Gebiet des Gesichts- und Gehörssinns mit ihr zu vereinbaren, haben die oben aufgezeigten Widersprüche dargelegt, zu deren Beseitigung von einer andern Seite die in der Nervenphysiologie gewonnenen Anschauungen hindrängen. Doch ist es selbstverständlich, dass die allgemeine Frage über den Zusammenhang der äusseren Reizform mit der Empfindung durch diese Aenderung des theoretischen Standpunktes nicht berührt wird. Die Empfindung ist zwar, dies lässt sich nicht verkennen, dem äusseren Reiz gewissermassen näher gerückt, sie steht nicht mehr als eine unbegriffene Energie bestimmter Nervengebiete dem Reiz völlig unabhängig, unberührt von der besondern Beschaffenheit desselben, gegenüber, sondern sie richtet sich wesentlich nach der letzteren, indem die Qualität der Empfindung ursprünglich nur aus der Einwirkung einer bestimmten Reizform auf die Nervensubstanz hervorgeht. Trotzdem wird die Empfindung nicht mit dem äusseren Reiz identisch, sondern sie bleibt die subjective Form, in der unser Bewusstsein auf bestimmte Nervenprocesse reagirt. Der wesentliche Unterschied von der Hypothese der

---

1) J. MÜLLER, Handbuch der Physiologie, II, S. 249 f. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns, S. 39.

specifischen Energie besteht darin, dass diese die Empfindung lediglich von den Theilen bestimmt sein lässt, in welchen der Reizungsvorgang abläuft, während wir in der Form dieses Vorgangs den nächsten Grund für die Form der Empfindung erkennen. Es braucht aber kaum darauf hingewiesen zu werden, dass diese Anschauung auch die psychologisch begreiflichere ist. Wir können uns sehr wohl vorstellen, dass unser Bewusstsein qualitativ bestimmt sei durch die Beschaffenheit der Processe, welche in den Organen, die seine Träger sind, ablaufen; es wird uns aber schwer zu denken, wie dieses qualitative Sein nur mit den örtlichen Verschiedenheiten jener Processe veränderlich sein soll. Man müsste mindestens neben den örtlichen noch andere innere Verschiedenheiten annehmen. Dann ist man aber von selbst bei unserer Anschauung angelangt, denn dass nebenbei die einzelnen Provinzen des Nervensystems in die verschiedenen Functionen sich theilen, leugnen wir keineswegs. Nur haben diese örtlichen Verschiedenheiten für unser Bewusstsein, das sich den Raum und alle räumlichen Beziehungen erst construiren muss, weder einen ursprünglichen noch einen absolut unveränderlichen Werth[1]).

Achtes Capitel.

Intensität der Empfindung.

1. Massmethoden der Empfindung.

Dass jede Empfindung eine gewisse Intensität besitzt, in Bezug auf welche sie mit andern Empfindungen, namentlich mit solchen von übereinstimmender Qualität, verglichen werden kann, ist eine unmittelbare Thatsache der innern Erfahrung. Nach der Intensität der Empfindungen schätzen wir unmittelbar die Stärke der äusseren Sinnesreize. Erst die physikalischen Untersuchungsmethoden gestatten eine genauere und von der Empfindung unabhängige Messung der letzteren. Hierdurch entsteht dann aber für die Psychologie die Aufgabe, zu ermitteln, inwiefern jene

1) Vom Standpunkte der Entwicklungstheorie aus hat wohl zuerst G. H. Lewes die Hypothese der specifischen Energieen bekämpft. (Physiology of common life. London 1860, chap. VIII. Problems of life and mind. London 1874, p. 185.) Aehnliche Einwände machte später A. Horwicz geltend. (Psychologische Analysen auf physiologischer Grundlage. Halle 1872, Bd. 1, S. 108.) Ohne diese Ausführungen zu kennen, wurde ich bei der Ausarbeitung der ersten Auflage des vorliegenden Werkes (1873) von der Physiologie der Nervencentren und Sinnesorgane aus zu der Ueberzeugung geführt, dass jene Hypothese unhaltbar sei und auf die theoretischen Anschauungen, die in den genannten Gebieten in der neueren Zeit zur Geltung gekommen sind, einen schädlichen Einfluss ausgeübt habe.

unmittelbare Schätzung, welche wir mit Hülfe der Empfindungen vornehmen, der wirklichen Stärke der Reize entspricht oder von ihr abweicht. Durch die Lösung dieser Aufgabe wird demnach die gesetzmässige Beziehung festgestellt, welche zwischen der objectiven Reizstärke und unserer subjectiven Auffassung derselben besteht.

Das so festgestellte Verhältniss pflegt man als Beziehung zwischen Reiz und Empfindung zu bezeichnen. Der Kürze wegen mag dieser Ausdruck beibehalten werden. Es sei aber sogleich bemerkt, dass derselbe streng genommen unrichtig ist, da nur die Beziehung zwischen dem Reiz und der Empfindungsschätzung unserer Messung zugänglich ist, während die Frage, wie sich die Empfindungen unabhängig von den bei ihrer Schätzung betheiligten Vorgängen der Auffassung und Vergleichung verhalten mögen, durch die directe Untersuchung gar nicht beantwortet werden kann. Ferner ist es klar, dass die Untersuchung der Beziehung zwischen dem Reiz und der Empfindungsschätzung nur die äussersten Endglieder einer Kette von Beziehungen herausgreift, welche sämmtlich ermittelt werden müssten, um alle psychophysischen Bedingungen der Empfindungsstärke festzustellen. Zunächst wird der physikalische Reiz in die Sinneserregung, diese in die Nervenreizung, und die letztere endlich in die centralen Vorgänge umgewandelt, welche die Empfindung begleiten. Ueber alle diese Vorgänge besitzen wir nur sehr geringe Aufschlüsse. Die Ermittelung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung bildet also erst den Anfang einer noch ziemlich weit aussehenden Untersuchung, und es ist unvermeidlich, dass die Resultate jener Ermittelung gegenwärtig noch verschiedener Deutungen fähig sind.

Unter Massmethoden der Empfindung versteht man nun solche Methoden, welche bestimmt sind die gesetzmässigen Beziehungen zwischen der Stärke der äusseren Sinnesreize und unserer Intensitätsschätzung der entsprechenden Empfindungen festzustellen. Andere Massmethoden gibt es nicht, weil eine von unserer Schätzung unabhängige Messung der Empfindungen für immer, und weil eine zureichende Messung der physiologischen Reizungsvorgänge wenigstens für jetzt unmöglich ist. Dies vorausgesetzt können der messenden Methodik auf diesem Gebiete zwei Aufgaben gestellt werden. Die erste besteht in der Bestimmung der Grenzwerthe, zwischen denen Veränderungen der Reizstärke von Veränderungen der Empfindung begleitet sind, die zweite in der Ermittelung der gesetzmässigen Beziehungen zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung.

Alle Intensitätsänderungen der Empfindung bewegen sich zwischen einer unteren und einer oberen Reizgrenze. Die untere Grenze, diesseits welcher die Reizbewegung zu schwach ist, um eine merkliche Empfindung

zu verursachen, nennt man die Reizschwelle, die obere, über die hinaus eine Steigerung der Reizstärke die Intensität der Empfindung nicht mehr zunehmen lässt, wollen wir die Reizhöhe nennen [1]). Der Reizschwelle entspricht die eben merkliche Empfindung oder, wie wir sie kürzer nennen wollen, die Minimalempfindung, der Reizhöhe die Maximalempfindung. Von der Lage der Reizschwelle ist die Reizempfindlichkeit abhängig. Je kleiner diejenige Reizgrösse ist, welche der Minimalempfindung entspricht, um so grösser nennen wir die Empfindlichkeit. Liegt z. B. in einem gegebenen Fall die Minimalempfindung beim Reize 1, in einem andern beim Reize 2, so verhält sich die Empfindlichkeit wie $1 : \frac{1}{2}$, oder allgemein: die Reizempfindlichkeit ist proportional dem reciproken Werth der Reizschwelle. Von der Reizhöhe dagegen wird eine andere Eigenschaft bestimmt, welche wir die Reizempfänglichkeit nennen wollen, indem wir darunter die Fähigkeit verstehen wachsenden Werthen des Reizes mit der Empfindung zu folgen. Je grösser die Reizhöhe, um so grösser wird die Reizempfänglichkeit sein. Beginnt z. B. die Maximalempfindung in zwei zu vergleichenden Fällen bei Reizen, die sich wie 1 : 2 verhalten, so verhält sich auch die Empfänglichkeit wie 1 : 2, oder allgemein: die Reizempfänglichkeit ist proportional dem directen Werth der Reizhöhe. Bezeichnen wir endlich das ganze Gebiet derjenigen Reizgrössen, deren Veränderung von einer parallel gehenden Veränderung der Empfindung begleitet ist, als den Reizumfang, so wird derselbe zunehmen je mehr die Reizschwelle sinkt und die Reizhöhe steigt. Liegt z. B. in einem ersten Fall die Reizschwelle bei 1, die Reizhöhe bei 4, in einem zweiten jene bei 2, diese bei 8, so ist beidemal der relative Reizumfang = 4. Liegt aber in einem dritten Fall die Reizschwelle bei $\frac{1}{2}$, die Reizhöhe bei 4, so ist derselbe nun = 8. Oder allgemein: der relative Reizumfang ist proportional dem Producte der Reizempfänglichkeit in die Reizempfindlichkeit oder dem Quotienten der Reizschwelle in die Reizhöhe. Bezeichnen wir, um diese Beziehungen festzuhalten, die Reizschwelle mit S, die Reizhöhe mit H, so ist

das Mass der Reizempfindlichkeit $= \frac{1}{S}$,
das Mass der Reizempfänglichkeit $= H$,
das Mass des Reizumfangs $= \frac{H}{S}$.

1) Der metaphorische Ausdruck Schwelle rührt von Herbart her. Er nannte diejenige Grenze, welche die Vorstellungen bei ihrem Bewusstwerden zu überschreiten scheinen, die Schwelle des Bewusstseins. (Psychologie als Wissenschaft, Werke Bd. 5, S. 341.) Von Fechner wurde dieser Ausdruck auf das Empfindungsmass übertragen (Elemente der Psychophysik I, S. 238). Es scheint mir angemessen für den der Schwelle gegenüberstehenden maximalen Grenzwerth ebenfalls eine kurze Bezeichnung einzuführen, wofür ich den Ausdruck Reizhöhe vorschlage.

Zur Bestimmung der *Reizschwelle* kann man sich *zweier* Methoden bedienen. Man lässt entweder einen Reiz, der *unter* der Grösse *S* liegt, langsam anwachsen, bis er diese Grösse erreicht hat, oder man lässt einen Reiz, der über der Schwelle liegt, so lange abnehmen, bis er eben unmerklich geworden ist. Im ersten Fall erhält man einen etwas grösseren Werth als im zweiten: dort die *eben merkliche*, hier die *eben unmerkliche* Reizstärke. Am zweckmässigsten combinirt man daher beide Methoden, indem man aus ihren Ergebnissen das Mittel nimmt und also die Reizschwelle als diejenige Grösse bestimmt, welche zwischen dem eben merklichen und dem eben unmerklichen Reize genau in der Mitte liegt. Zur Ermittelung der *Reizhöhe* lässt sich nur eine einzige Methode verwenden: man lässt einen Reiz, welcher etwas unter dem Werthe *H* liegt, bis zu der Grösse zunehmen, über welche hinaus eine merkliche Steigerung der Empfindung nicht mehr bewirkt werden kann. Das umgekehrte Verfahren ist hier wegen der starken Ermüdung, welche übermaximale Reize herbeiführen, ausgeschlossen. Da aber der nämliche Einfluss schon diesseits der Reizhöhe sich in störender Weise geltend macht, so sind überhaupt numerische Ermittelungen der oberen Reizgrenze sehr unsicher. Bei der Bestimmung der beiden Grenzwerthe *S* und *H* wird es endlich unerlässlich zum Behuf der möglichsten Elimination wechselnder Zustände des Bewusstseins und der Sinnesorgane zahlreiche Beobachtungen auszuführen, bei denen auf den Gang der Ermüdungseinflüsse Rücksicht zu nehmen ist. Dies ist bis jetzt selbst bei den Untersuchungen über die Reizschwelle kaum geschehen. Ueberdies bleibt gerade die letztere bei einigen Sinnesorganen desshalb unbestimmbar, weil, wie wir unten sehen werden, permanente schwache Reize existiren, durch welche sich die betreffenden Sinne fortwährend über der Reizschwelle befinden.

Gesetzmässige Beziehungen zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung sind in dem ganzen Gebiet des Reizumfangs von der Reizschwelle bis zur Reizhöhe der Untersuchung zugänglich. Die Aufgabe besteht hier darin, zu ermitteln, um welche Grösse in den verschiedenen Theilen der zwischen jenen Grenzen eingeschlossenen Reizscala nach unserer Schätzung die Empfindungsstärke sich ändert, wenn die Reizstärke um eine gegebene Grösse geändert wird. Je kleiner diejenige Reizänderung ist, die erfordert wird, um eine gegebene, in den verglichenen Beobachtungen constant erhaltene Empfindungsänderung hervorzubringen, um so grösser nennen wir die *Unterschiedsempfindlichkeit*. Die letztere wird also gemessen durch den reciproken Werth der zu einer bestimmten Empfindungsänderung nöthigen Reizintensität. Zu ihrer Bestimmung kann man die folgenden *vier Methoden* anwenden:

1) *Die Methode der mittleren Abstufungen der Empfin-*

dung (auch Methode der übermerklichen Unterschiede genannt). Wir stellen sie, obgleich sie in ihrer psychophysischen Anwendung viel jünger ist als die folgenden, desshalb voran, weil sie demjenigen Verfahren, nach welchem wir im praktischen Leben Empfindungen abschätzen, am nächsten steht. So lange wir uns darauf beschränken je zwei qualitativ übereinstimmende Empfindungen in Bezug auf ihre Intensität zu vergleichen, vermögen wir nur anzugeben, ob sie wenig oder sehr verschieden sind in ihrer Stärke; eine nähere quantitative Bestimmung ist aber, so lange uns nicht Associationen zu Hülfe kommen, unmöglich. Dies wird anders, sobald drei Empfindungen zur Vergleichung herbeigezogen werden. Wir vermögen dann im allgemeinen leicht zu entscheiden, ob sich diejenige Empfindung, welche zwischen der schwächsten und stärksten liegt, näher bei der ersten oder der zweiten befinde, oder ob sie etwa gleich weit von beiden entfernt sei. Stuft man demgemäss je drei Reize so ab, dass der mittlere nach unserer Schätzung genau zwischen dem ersten und dritten die Mitte hält, so lässt sich durch die wiederholte Anwendung dieses Verfahrens eine Reizscala herstellen, deren Intervalle gleich grossen Intervallen unserer Empfindungsschätzung entsprechen. Um eine stetige Reizscala zu erhalten, nimmt man zuerst die zwei verschiedensten Reizintensitäten A und O, die zur Vergleichung kommen sollen, und stuft einen mittleren Reiz M so ab, dass er genau zwischen A und O in der Mitte zu liegen scheint. Dann verfährt man in ähnlicher Weise mit A und M, mit M und O u. s. w. Misst man schliesslich die physikalische Intensität der sämmtlichen zur Anwendung gekommenen Reize, so ergibt sich hieraus unmittelbar die Beziehung zwischen der wirklichen und der von uns mittelst der Intensität der Empfindung geschätzten Reizstärke. Bezeichnen wir die auf einander folgenden Werthe der durch mittlere Abstufung gewonnenen Reizscala mit R_1, R_2, R_3, R_4 ...., so werden die Quotienten $\frac{R_2}{R_1}$, $\frac{R_3}{R_2}$, $\frac{R_3}{R_4}$ ... um so grösser werden, je mehr die Unterschiedsempfindlichkeit abnimmt, und es werden daher unmittelbar ihre reciproken Werthe $\frac{R_1}{R_2}$, $\frac{R_2}{R_3}$ ... als Masse der Unterschiedsempfindlichkeit benutzt werden können. Diese zuerst für die Schätzung der Lichtstärke der Gestirne angewandte Methode wurde für psychophysische Zwecke von Plateau[1]) vorgeschlagen, ist aber bis jetzt allein beim Gesichtssinn benutzt worden[2]), wo sie den bei keinem andern Sinnesgebiet zu erreichenden Vorzug darbietet, dass die Empfindungen annähernd simultan mit einander verglichen werden

---

1) Plateau, Bulletin de l'acad. roy. de Belgique, t. XXXIII, p. 376.

2) J. Delboeuf, Étude psychophysique. (Extrait du tome XXIII des mém. couronnés de l'acad. de Belgique.) Bruxelles 1873, p. 50.

können. Doch würde die Methode in etwas veränderter Form wahrscheinlich auch auf die Schallempfindungen anwendbar sein.

2) Die Methode der minimalen Aenderungen der Empfindung (auch Methode der eben merklichen Unterschiede genannt). Bei ihr sucht man auf verschiedenen Stufen der Reizscala diejenige Aenderung der Reizstärke festzustellen, welche eine minimale, d. h. eben die Grenze unserer Auffassung erreichende Aenderung der Empfindung bewirkt. Das Verfahren ist hiernach demjenigen verwandt, das zur Ermittelung der Reizschwelle dient. Nur hat man dabei nicht die Empfindung Null mit einem Minimalwerth der Empfindung sondern Empfindungen von verschiedener Grösse mit andern Empfindungen zu vergleichen, welche von ihnen um minimale Werthe verschieden sind. Wegen dieser Analogie hat Fechner jenen Reizunterschied, welcher einem eben merklichen Unterschied zweier Empfindungen entspricht, als die Unterschiedsschwelle bezeichnet[1]). Je grösser diese Unterschiedsschwelle ist, um so geringer ist offenbar die Unterschiedsempfindlichkeit: hier wird also die Grösse der letzteren unmittelbar durch die reciproken Werthe der ersteren gemessen. Zur Feststellung der Unterschiedsschwelle kann man sich der nämlichen beiden Methoden bedienen, welche bei der Reizschwelle Anwendung finden: entweder lässt man einen untermerklichen Unterschied so lange zunehmen, bis er übermerklich wird, oder einen übermerklichen Unterschied so lange abnehmen, bis er untermerklich wird. Am besten werden aber auch hier beide Methoden vereinigt, indem man die Unterschiedsschwelle als diejenige Reizänderung betrachtet, welche zwischen dem verschwindenden und dem merklich werdenden Unterschied genau in der Mitte liegt, wobei dieser Mittelwerth, um veränderliche Nebeneinflüsse möglichst zu eliminiren, wieder aus mehrfach wiederholten Beobachtungen gewonnen werden muss[2]). Solche Versuchsreihen werden bei verschiedenen Reizintensitäten ausgeführt und ergeben so eine Scala von Unterschiedsschwellen, ähnlich wie nach der vorigen Methode eine Scala gleich geschätzter Reizunterschiede erhalten wurde. Beide Methoden haben dies mit einander gemein, dass man bei ihnen die Reize nach der Empfindung abstuft. In dieser Beziehung ist ihnen die folgende Methode am nächsten verwandt.

3) Die Methode der mittleren Fehler. Sie stützt sich auf die Erwägung, dass, je kleiner der Unterschied des Reizes ist, der in der Empfindung merklich wird, um so kleiner auch derjenige Reizunterschied sein werde, welcher nicht mehr merklich ist. Man darf daher voraus-

---

1) Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 242.
2) Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 71, 94, 120. G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik. Berlin 1878, S. 56.

setzen, dass die Präcision, mit welcher, wenn ein erster Reiz gegeben ist, ein zweiter nach der Empfindung abgestuft wird, um demselben gleich zu werden, der Grösse der Unterschiedsschwelle umgekehrt proportional sei. Demgemäss sucht man im Vergleich mit einer gegebenen Reizstärke eine zweite so lange abzustufen, bis sie eine von der ersten nicht zu unterscheidende Empfindung erzeugt. Die Präcision, mit der dies geschieht, ist umgekehrt proportional dem durchschnittlich begangenen *Fehler*. Da nun weiterhin die Genauigkeit der Bestimmungen um so grösser sein wird, je kleinere Empfindungsunterschiede wir zu schätzen vermögen, so muss auch die Unterschiedsempfindlichkeit zu dem begangenen Fehler in reciprokem Verhältnisse stehen. Massgebende Werthe für den Betrag dieses Fehlers erhält man aber auch hier erst aus zahlreichen Einzelbeobachtungen, da der im einzelnen Fall begangene Fehler von dem einem fortwährenden Wechsel unterworfenen Stand des Bewusstseins und andern zufälligen Nebenumständen mitbestimmt ist, welche erst in einer grössern Zahl von Versuchen sich ausgleichen. Eben desshalb nennt man dieses Verfahren die Methode der mittleren Fehler. Die Anwendung desselben zeigt, dass jene Bedingungen, die *neben* der Unterschiedsempfindlichkeit den einzelnen Fehler bestimmen, bei noch so zahlreichen Beobachtungen sich nicht vollständig ausgleichen, sondern dass regelmässig eine constante Abweichung nach *einer* Richtung übrig bleibt. So werden z. B. die bei der Schätzung zweier in der Empfindung gleich erscheinender Druckgrössen begangenen Fehler, so weit sie bloss von der Unterschiedsempfindlichkeit herrühren, ebenso leicht positiv als negativ sein, d. h. es wird das Gewicht, welches dem andern gleich gemacht werden soll, durchschnittlich ebenso leicht grösser als kleiner sein. Dies ist nun aber nicht der Fall, sondern man findet stets, dass in einer noch so grossen Zahl von Beobachtungen durchschnittlich eine grössere Neigung besteht, das zweite Gewicht entweder grösser oder kleiner zu machen als das erste; beides wechselt unter verschiedenen Umständen, z. B. zu verschiedenen Zeiten oder je nach der Stelle der Haut, auf welche der Druck einwirkt. Den aus den Beobachtungen unmittelbar abgeleiteten mittleren Fehler kann man daher gewissermassen in zwei Componenten zerlegen, deren eine immer eine Abweichung in einer bestimmten Richtung bewirkt, die bei constant erhaltenen Zeit- und Raumbedingungen constant bleibt, und deren andere von der durch die vorige constante Abweichung bedingten Mittellage an gleich stark nach der einen und der andern Seite gerichtet ist. Man zerlegt also den *rohen mittleren Fehler* in einen *constanten* Mittelfehler, der theils von dem Stand des Bewusstseins theils von physiologischen Bedingungen abhängt, und in einen *variabeln* Mittelfehler, der allein zum Mass der Unterschiedsempfindlichkeit benutzt werden darf, und dem rohen

mittleren Fehler durch Elimination des constanten Fehlers gefunden werden muss[1]).

Die Methode der mittleren Fehler geht aus der Methode der Minimaländerungen der Empfindung unmittelbar dann hervor, wenn man sich bei derselben auf die Feststellung der eben untermerklichen Reizunterschiede beschränkt. Bei der Ausführung grösserer Versuchsreihen zum Behufe dieser Feststellung ergeben sich dann von selbst jene Schwankungen, welche zu einer Trennung des constanten und variablen mittleren Fehlers und zur Verwerthung des letzteren für die Bestimmung der Unterschiedsempfindlichkeit herausfordern. Aehnlich entspringt nun die folgende, vierte Methode aus dem Verfahren der eben übermerklichen Reizunterschiede; sie weicht aber zugleich von den drei vorangegangenen Methoden dadurch wesentlich ab, dass bei ihr nicht die Reize nach der Empfindung abgestuft werden, sondern dass man umgekehrt die Reizunterschiede constant lässt und untersucht, wie sich in zahlreichen Beobachtungen die Empfindungen verhalten, die solchen constanten Reizunterschieden entsprechen.

4) Die Methode der richtigen und falschen Fälle. Lässt man zwei Reize auf ein Sinnesorgan einwirken, die in einer einzelnen Beobachtung eben merklich von einander verschieden erscheinen, so wird in oft wiederholten Versuchen wegen der fortwährenden Schwankungen

---

1) Nach den allgemeinen Principien der Fehlertheorie lässt sich in einem solchen Fall der rohe Fehler in seine beiden Partialfehler in derselben Weise wie eine resultirende Kraft in ihre beiden rechtwinkligen Componenten zerlegen. Ist also f der rohe, c der constante und φ der reine variable Fehler bei einer einzelnen Beobachtung, so hat man

$$f^2 = c^2 + \varphi^2 \text{ oder } f = \sqrt{c^2 + \varphi^2}.$$

Hier lässt sich c eliminiren, wenn man mehrere Versuchsreihen ausführt, in denen entweder die mittleren Werthe von φ wechseln und die von c constant bleiben, oder in denen c wechselt und φ constant bleibt. Hat man so für jeden einzelnen Versuch aus dem rohen Fehler f die variabeln φ, φ', φ'' · · · berechnet, so ergibt sich der mittlere variable Fehler F, auf dessen Bestimmung es ankommt, nach dem nämlichen Princip aus der Gleichung

$$F^2 = \frac{\varphi^2 + \varphi'^2 + \varphi''^2 \cdots\cdot}{n},$$

wenn n die Zahl der Beobachtungen ist, oder

$$F = \sqrt{\frac{\Sigma(\varphi^2)}{n}},$$

wofür jedoch, wenn es sich nicht um die äusserste Genauigkeit handelt, auch das gewöhnliche arithmetische Mittel

$$F = \frac{\Sigma\varphi}{n}$$

gesetzt werden kann. Vgl. Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 120 f.

der Unterschiedsempfindlichkeit und der sonstigen Einflüsse, welche namentlich die Vergleichungen successiver Empfindungen unsicher machen, dieses Resultat nicht constant bleiben, sondern es werden die Reize bald gleich bald auch im umgekehrten Sinne verschieden erscheinen. Weiss nun der Beobachter, dass die Reize, z. B. zwei successiv abgeschätzte Gewichte A und B, verschieden sind, lässt man ihn aber ungewiss, welcher beider Reize der stärkere sei, indem man bald A bald B zuerst einwirken lässt, so wird er den Unterschied bald richtig bald falsch schätzen bald über die Richtung desselben zweifelhaft bleiben. In einer grösseren Reihe von Beobachtungen wird also auf eine gewisse Zahl richtiger eine gewisse Zahl falscher und zweifelhafter Urtheile kommen. Das Verhältniss der richtigen Fälle r zur Gesammtzahl n der Fälle, der Quotient $\frac{r}{n}$, wird nun offenbar um so mehr der Einheit $\left(\frac{n}{n}\right)$ sich nähern, je mehr erstens der Reizunterschied die Grenze des eben merklichen überschreitet, und je grösser zweitens die Unterschiedsempfindlichkeit ist. Lässt man daher in verschiedenen Beobachtungsreihen den Reizunterschied constant, so wird der Quotient $\frac{r}{n}$ ein Mass der Unterschiedsempfindlichkeit sein. Doch kann dieser Quotient nicht, wie der reciproke Werth des eben merklichen Unterschieds oder des mittleren variabeln Fehlers, unmittelbar als Mass dienen. Denn ein doppelt so grosser Werth von $\frac{r}{n}$ entspricht keineswegs etwa einer doppelt so grossen Unterschiedsempfindlichkeit, sondern diese wird dann doppelt so gross sein, wenn der Zuwachs des Reizes, welcher denselben durchschnittlichen Werth von $\frac{r}{n}$ herbeiführt, in dem einen Fall halb so gross ist als in dem andern. Wenn z. B. bei Versuchen über die Druckempfindung in einer ersten Reihe ein Druck $P + 0{,}4\ P$, in einer zweiten $P + 0{,}2\ P$ (wo P den ursprünglichen Druck bezeichnet) den gleichen Werth für $\frac{r}{n}$ herbeiführten, so würde die Unterschiedsempfindlichkeit hier doppelt so gross sein als dort. Man muss also, um mittelst dieser Methode die Unterschiedsempfindlichkeit in verschiedenen Fällen zu bestimmen, entweder den Reizzuwachs D so variiren, dass $\frac{r}{n}$ immer gleich bleibt, oder man muss aus den verschiedenen Werthen $\frac{r'}{n'}$, $\frac{r''}{n''}$, $\frac{r'''}{n'''}$ . . . ., die man bei constant erhaltenem Reizzuwachs erhalten hat, berechnen, welcher Werth D nöthig gewesen wäre, um immer dasselbe $\frac{r}{n}$ zu erhalten. Da das erste dieser Verfahren zu umständlich sein würde, so ist nur das zweite

anwendbar[1]). Die Unterschiedsempfindlichkeit ist dann dem Werthe $\frac{1}{D}$ proportional. Auch bei der Methode der richtigen und falschen Fälle kommt das Gesetz der grossen Zahlen zur Anwendung, wonach veränderliche Bedingungen, welche die Resultate beeinflussen, in einer grossen Zahl von Beobachtungen sich ausgleichen. Aber auch hier gilt solche Ausgleichung nur insofern, als jene Nebenumstände nicht in einem constanten Sinne wirksam sind. Dieselben Verhältnisse, ein gewisser gleich bleibender Stand des Bewusstseins und in gleicher Richtung wirkende physiologische Bedingungen, die bei der vorigen Methode einen constanten mittleren Fehler herbeiführen, bedingen bei der gegenwärtigen constante Abweichungen, welche eliminirt werden müssen. Dies geschieht, indem man verschiedene Beobachtungsreihen ausführt, in denen entweder D constant bleibt, während die Miteinflüsse wechseln, oder umgekehrt[2]).

Vergleichen wir die vier Massmethoden mit einander, so ist zunächst klar, dass jede derselben ein besonderes Mass der Unterschiedsempfindlichkeit ergibt, denn wir haben als solches benützt: 1) bei der Methode der mittleren Abstufungen den Quotienten je zweier in der hergestellten Reizscala auf einander folgender Reizgrössen: $\frac{R'}{R''}$, 2) bei der Methode der Minimaländerungen den reciproken Werth der Unterschiedsschwelle des Reizes: $\frac{1}{U}$, 3) bei der Methode der mittleren Fehler den reciproken Werth des mittleren variabeln Fehlers: $\frac{1}{F}$, und 4) bei der Methode der richtigen und falschen Fälle den reciproken Werth desjenigen Reizzuwachses, welcher in verschiedenen Fällen das gleiche Verhältniss $\frac{r}{n}$ (richtiger und falscher Fälle) herbeiführt: $\frac{1}{D}$. Diese drei Masse sind nach ihrer absoluten Grösse nicht unmittelbar mit einander vergleichbar. Zur Feststellung der gesetzmässigen Beziehung zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung kann aber jede derselben verwendet werden: hierzu ist nur erforderlich, dass die Masse $\frac{R'}{R''}$, $\frac{1}{U}$, $\frac{1}{F}$ oder $\frac{1}{D}$ bei verschiedenen absoluten

1) Uebrigens berechnet man bei demselben nicht direct den Reizzuwachs D, bei welchem $\frac{r}{n}$ constant bleibt, sondern einen Werth hD', worin h eine in der Theorie der kleinsten Quadrate als Präcisionsmass bezeichnete Grösse und D' den in der betreffenden Versuchsreihe benutzten Reizzuwachs bedeutet. Der Werth h, welcher durch Division der für hD' gewonnenen Zahl mit D' erhalten wird, ist dann der Unterschiedsempfindlichkeit direct proportional. Ueber die Ableitung von h aus $\frac{r}{n}$ vgl. FECHNER's Elemente I, S. 104, ebend. S. 108 f. Tabellen über die zu wachsenden Werthen von $\frac{r}{n}$ gehörigen Werthe hD' (bei FECHNER mit hD bezeichnet); hierzu die Ausführungen von G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 25 f.

2) Dabei können durch veränderte Versuchsbedingungen ausserdem die verschiedenen Miteinflüsse von einander geschieden werden. Vgl. FECHNER a. a. O. S. 113 f. G. E. MÜLLER a. a. O. S. 46 f.

Reizstärken bestimmt werden. Dabei ergänzen sich nun die vier Methoden in höchst willkommener Weise, insofern die dritte und namentlich die vierte viel genauere Resultate zulässt als die erste und zweite, wogegen diese unmittelbarer zum Ziele führen und von manchen theoretischen Voraussetzungen frei sind, auf welche die dritte und vierte sich stützen. Am freiesten von solchen Voraussetzungen ist die erste Methode. Sobald man bei ihr eine Reizscala R_1, R_2, R_3 · · · hergestellt hat, bei der je ein mittlerer Reiz R_2 von dem ihm voraufgehenden und dem ihm nachfolgenden gleich entfernt geschätzt wird, so kann nicht bezweifelt werden, dass die Quotienten $\frac{R_1}{R_2}$, $\frac{R_2}{R_3}$ · · · wirklich Reizverhältnisse darstellen, welche gleichen Intervallen unserer Empfindungsschätzung entsprechen. Dagegen ist diese Methode wegen der Unsicherheit in der Abstufung der Mittelwerthe eine verhältnissmässig ungenaue, selbst dann, wenn man, wie dies unerlässlich ist, durch eine grosse Zahl von Beobachtungen die variablen und constanten Fehler zu eliminiren sucht. In dieser Beziehung bietet die Methode der Minimaländerungen schon eine etwas grössere Sicherheit, weil die Entscheidung, ob ein Empfindungsunterschied merklich oder unmerklich wird, leichter ist; eben desshalb ist auch diese Methode auf alle Empfindungsgebiete anwendbar, was bei der vorigen wahrscheinlich nicht der Fall ist. Auf der andern Seite muss man aber hier eine Voraussetzung machen, welche möglicherweise bestritten werden kann und in der That bestritten worden ist: man muss nämlich annehmen, dass die Unterschiedsschwelle U stets den nämlichen Werth habe, wie verschieden auch die absolute Intensität der Empfindung sein mag. Endlich bei der dritten und vierten Methode kommt noch die weitere Annahme hinzu, dass auch die Präcision der Beobachtungen dem Werth der Unterschiedsschwelle reciprok sei. Wenn nun auch die Einwände gegen diese Voraussetzungen nicht haltbar sein dürften, so ist es doch wünschenswerth in der Methode der mittleren Abstufungen ein Verfahren zu besitzen, welches solchen Einwänden gar nicht ausgesetzt ist. Im Ganzen eignen sich hiernach die beiden ersten Methoden zu vorläufigen Feststellungen, während zu genaueren Versuchen vorzugsweise die vierte sich empfiehlt, welche allen andern und namentlich auch der dritten dadurch überlegen ist, dass bei ihr die Constanz der Reizunterschiede jene Fehler ausschliesst, welche der Versuch einer Abstufung der Empfindungen mit sich führt. Zu unmittelbaren Vorversuchen dient die Methode der Minimaländerungen besonders desshalb, weil durch sie diejenigen constanten Reizunterschiede sich feststellen lassen, welche bei der Methode der richtigen und falschen Fälle zur Anwendung kommen sollen. Der angemessenste Reizunterschied wird nämlich hier offenbar derjenige sein, bei welchem $\frac{r}{n} = \frac{1}{2}$, d. h. die Zahl der richtigen Fälle ebenso gross wie die der falschen und zweifelhaften wird. Hat man nun bei der Methode der Minimaländerungen die Unterschiedsschwelle U als denjenigen Werth bestimmt, welcher zwischen dem eben übermerklichen und dem eben untermerklichen Unterschied genau in der Mitte liegt, so ist es der Schwellenwerth selbst, bei welchem durchschnittlich $\frac{r}{n} = \frac{1}{2}$ wird. Für diesen Fall sind also zugleich die mittelst beider Methoden erhaltenen reciproken Masse der Unterschiedsempfindlichkeit ihrem absoluten Werthe nach einander gleich.

Unter den vier hier erörterten Methoden ist die Methode der Minimaländerungen die älteste; sie ist zuerst von E. H. Weber[1]), dem Urheber der psychophysischen Messungen, angewandt worden. Versuche nach der Methode der mittleren Fehler wurden für psychophysische Zwecke zuerst von Fechner und Volkmann[2]), solche nach der Methode der richtigen und falschen Fälle von Vierordt[3]) ausgeführt. Die Theorie dieser Methoden hat aber erst Fechner in seinen »Elementen der Psychophysik« in umfassender Weise entwickelt und dadurch eine genauere Anwendung derselben möglich gemacht; werthvolle Zusätze zu dieser Theorie sind von G. E. Müller[4]) gegeben worden.

Obgleich die Berechtigung dieser Massmethoden von Niemanden bestritten wird, so sind doch zuweilen Zweifel darüber aufgetaucht, ob die auf solch' verschiedenen Wegen gewonnenen Werthe auch wirklich als Masse der Unterschiedsempfindlichkeit zu verwerthen seien. Insbesondere haben sich solche Zweifel gegen die drei letzten Methoden gerichtet, welche sämmtlich die Unterschiedsschwelle als Mass benutzen, indem sie dieselbe entweder direct zu bestimmen (Methode 2) oder in den Präcisionsmassen Werthe zu gewinnen suchen, welche sich proportional der Unterschiedsempfindlichkeit verhalten (Methode 3 und 4). Gegen die directe Benutzung der Unterschiedsschwelle hat man eingewandt, nicht alle eben merklichen Aenderungen der Empfindung müssten nothwendig gleich grosse Aenderungen der Empfindung sein, vielmehr sei es denkbar, dass eine starke Empfindung mehr zunehmen müsse als eine schwache, wenn die Aenderung merklich werden solle[5]). Wir haben nun im Eingang dieses Capitels bereits hervorgehoben, dass es selbstverständlich unmöglich ist die Empfindung unabhängig von den Vorgängen vergleichender Schätzung irgend einem Mass zu unterwerfen, dass wir also auch streng genommen überall nur von Aenderungen in der Grössenschätzung der Empfindung reden dürfen. Unter dieser Voraussetzung bedarf aber allerdings der Satz, dass jede eben merkliche Aenderung der andern gleich ist, keines Beweises. Das Einzige was wir überhaupt ermitteln können ist ja eben der Grad der Merklichkeit einer Empfindung oder, wenn es sich um Vergleichung verschiedener Empfindungen handelt, der Grad der Merklichkeitsunterschiede derselben. Erst wenn es sich um die Deutung der so ermittelten Resultate handelt, wird die Frage untersucht werden können, welcher Einfluss den einzelnen bei der Vergleichung verschiedener Empfindungen wirksamen Vorgängen bei den Resultaten zukommt. Da übrigens die Methode der mittleren Abstufungen ebenfalls nur Mittelwerthe unserer Empfindungs*schätzung* ergibt, so ist es klar, dass man jenen Einwand überhaupt gegen jeden Versuch ein Mass der Empfindungen zu gewinnen richten müsste. Aus dem nämlichen Gesichtspunkte sind die Bedenken zu beurtheilen, welche gegen die bei der dritten und vierten Methode zur Anwendung kommenden Principien geltend gemacht wurden[6]). Diese Principien sind diejenigen

1) Annotationes anatomicae et physiologicae, XII (1831), Lips. 1851. Art. Tastsinn und Gemeingefühl in Wagner's Handwörterb. der Physiol. III, 2. S. 481.

2) Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 74.

3) Archiv f. physiol. Heilk. XI, S. 844, XV, S. 185.

4) Zur Grundlegung der Psychophysik. Berlin 1878.

5) Brentano, Psychologie vom empirischen Standpunkte, I. Leipzig 1874, S. 88 f. Hering, Ueber Fechner's psychophysisches Gesetz (Wiener Sitzungsber., III. Abth. Bd. 72), S. 11.

6) G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 38.

der mathematischen Fehlertheorie, und es wird dabei speciell vorausgesetzt, dass die allgemein als Mass der Genauigkeit von Beobachtungen verwendete Grösse, das sogenannte Präcisionsmass, der Unterschiedsempfindlichkeit proportional sei[1]. Diese Voraussetzung entspricht nun vollständig der Bedeutung, welche das Präcisionsmass überhaupt besitzt, sobald wir bedenken, dass durch die Unterschiedsempfindlichkeit eben nichts anderes als die Genauigkeit der Empfindungsschätzung gemessen werden kann. Auch hat die Erfahrung diese Proportionalität zwischen Unterschiedsempfindlichkeit und Präcisionsmass vollkommen bestätigt.

Der Vorzug, durch welchen sich vor den andern Methoden diejenige der richtigen und falschen Fälle empfiehlt, besteht darin, dass bei ihr in Folge der Constanz der Reizunterschiede Schwankungen und Ueberlegungen, welche bei den andern Methoden unvermeidlich der Entscheidung vorausgehen, leicht auszuschliessen sind, da sich bei der Vergleichung zweier Reize A und B sofort angeben lässt, ob A oder B grösser erscheine, oder ob man zweifelhaft sei. Fechner hat demgemäss auch gefunden, dass Versuche, bei denen er der Entscheidung eine Ueberlegung vorausgehen liess, weit weniger brauchbar waren[2]. Der Zustand der Ueberlegung führt complicirtere Bedingungen für das Bewusstsein herbei, welche eben desshalb zugleich grösseren Schwankungen unterworfen sind. Bei der Anwendung der Methode kann man sich entweder damit begnügen, in der oben angedeuteten Weise die Fälle richtiger Entscheidung zu verwenden und so aus dem Quotienten $\frac{r}{n}$ das Mass der Unterschiedsempfindlichkeit zu gewinnen, oder man kann ausser diesen auch noch die Fälle falscher und zweifelhafter Entscheidung benützen. Dabei dürfen die letzteren nicht, wie es ursprünglich von Fechner geschehen ist, zur Hälfte den richtigen und zur Hälfte den falschen Fällen beigezählt, sondern sie müssen, wie G. E. Müller gezeigt hat, gesondert in Rechnung gezogen werden. Bezeichnet man die falschen und zweifelhaften Fälle zusammen mit f, so lässt sich aus dem Quotienten $\frac{f}{n}$

1) Die Wahrscheinlichkeit w des reinen variablen Fehlers F, durch dessen reciproken Werth bei der 3. Methode die Unterschiedsempfindlichkeit gemessen wird, ist nämlich, wenn man mit k eine Constante bezeichnet,

$$w = k e^{-h^2 F^2}.$$

Zwischen dem Quotienten $\frac{r}{n}$, welcher bei der 4. Methode benutzt wird, und dem Unterschiedsschwellenwerth U des Reizes besteht ferner die Beziehung

$$\frac{r}{n} = \frac{1}{2} \pm \frac{h}{\sqrt{\pi}} \int_0^{D-U} e^{-h^2 \delta^2} d\delta,$$

worin D den constanten Reizunterschied, $\pm \delta$ den begangenen Fehler bedeutet und für $\frac{r}{n} > \frac{1}{2}$ das Zeichen $+$, für $\frac{r}{n} < \frac{1}{2}$ das Zeichen $-$ gilt. (Vgl. G. E. Müller in Pflüger's Archiv, Bd. 19, S. 193.) Die in den Ausdrücken für w und für $\frac{r}{n}$ vorkommende Grösse h ist das Präcisionsmass.

2) Elemente der Psychophysik, I, S. 94.

ebenfalls ein Mass der Unterschiedsempfindlichkeit gewinnen, welches zur Controle der vorigen Bestimmung benutzt werden kann. Wenn keine zweifelhaften Entscheidungen vorliegen, wird natürlich $\frac{f}{n} = 1 - \frac{r}{n}$ [1]).

2. Das Weber'sche Gesetz.

Durch die Methode der Minimaländerungen der Empfindung ist zuerst von Ernst Heinrich Weber eine gesetzmässige Beziehung zwischen Reiz und Empfindung aufgefunden und in verschiedenen Sinnesgebieten bestätigt worden. Diese gesetzmässige Beziehung besteht darin, dass der Zuwachs des Reizes, welcher eine eben merkliche Aenderung der Empfindung hervorbringen soll, zu der Reizgrösse, zu welcher er hinzukommt, immer im selben Verhältnisse stehen muss. Hat man also zu einem Gewichte 1 ein Gewicht $^1/_3$ zuzulegen, damit der Druckunterschied merklich werde, so muss ein Gewicht 2 um $^2/_3$, ein Gewicht 3 um 1 wachsen, wenn eine minimale Aenderung der Empfindung entstehen soll. Die übrigen Massmethoden haben innerhalb gewisser Grenzen ihrer Anwendung zu entsprechenden Ergebnissen geführt. Bei der Methode der mittleren Fehler ergibt sich, dass der mittlere variable Fehler, welcher bei der Vergleichung eines Reizes mit einem andern, von dem er nicht merklich verschieden ist, begangen wird, stets einen constanten Bruchtheil des Reizes ausmacht. Es werde z. B., wenn einem Gewicht von der Grösse 1 ein anderes gleich gemacht werden soll, ein durchschnittlicher variabler Fehler von $^1/_{10}$ begangen, so beträgt dieser Fehler $^2/_{10}$, wenn das Gewicht $= 2$ ist, $^3/_{10}$, wenn es $= 3$ ist, u. s. f. Bei der Methode der richtigen und falschen Fälle findet sich, dass, wenn nach Elimination der Miteinflüsse bei der Vergleichung zweier wenig verschiedener Reize das Verhältniss $\frac{r}{n}$ der richtigen Entscheidungen zur Gesammtzahl der Fälle constant bleiben soll, die beiden verglichenen Reize stets dasselbe Verhältniss zu einander behalten müssen. Angenommen, ein Druck 1 verglichen mit einem Druck $1 + {}^1/_5$ gebe ein bestimmtes Verhältniss $\frac{r}{n}$, so muss der Druck 2 mit einem andern $2 + {}^2/_5$, 3 mit $3 + {}^3/_5$ verglichen werden, damit wieder dasselbe Verhältniss $\frac{r}{n}$ erhalten bleibe.

---

1) Vgl. G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 86 f. und Pflüger's Archiv, S. 192 f. Die in letzterer Abhandlung (S. 193 und 196) speciell für den Ortssinn der Haut abgeleiteten Gleichungen für $\frac{r}{n}$ und $\frac{f}{n}$ können auch auf die Schätzung der Empfindungsstärke übertragen werden.

Man sieht leicht ein, dass es sich in diesen Fällen nur um verschiedene Ausdrücke für ein und dasselbe Gesetz handelt, welches wir so formuliren können: Ein Unterschied je zweier Reize wird als gleich gross empfunden, wenn das Verhältniss der Reize unverändert bleibt. Oder: Soll die Intensität der Empfindung um gleiche absolute Grössen zunehmen, so muss der relative Reizzuwachs constant bleiben. Diesem letzteren Satz lässt sich endlich auch der folgende allgemeinere Ausdruck geben: Die Stärke des Reizes muss in einem geometrischen Verhältnisse ansteigen, wenn die Stärke der Empfindung in einem arithmetischen zunehmen soll. Dieses Gesetz ist von Fechner als das Weber'sche oder psychophysische Grundgesetz bezeichnet worden[1]).

Die experimentelle Prüfung hat gezeigt, dass dem angeführten Gesetze nur eine approximative empirische Geltung zukommt. Am nächsten trifft es zu für Reize von mittlerer Stärke, wogegen mit der Annäherung an die Reizschwelle und an die Reizhöhe nicht unbeträchtliche Abweichungen vorkommen. Um über den Umfang seiner Geltung Klarheit zu gewinnen, wäre daher eine genauere Bestimmung jener beiden Grenzwerthe des Reizes für die verschiedenen Sinnesgebiete wünschenswerth. Bei der Reizhöhe ist hieran aus den früher hervorgehobenen Gründen nicht zu denken. Selbst eine Bestimmung der Reizschwelle ist aber bei manchen Sinnesgebieten, wie bei dem Gesichtssinn und wahrscheinlich bei dem Temperatursinn der Haut[2]), wegen der dauernden schwachen Reize, die das Organ stets über der Schwelle erhalten, unsicher. Die bei den einzelnen Sinnesgebieten in Bezug auf die Verhältnisse von Reiz- und Empfindungsstärke ermittelten Thatsachen stellen wir im folgenden übersichtlich zusammen.

1) Lichtempfindungen. Dass unsere Lichtempfindung nicht proportional der objectiven Lichtstärke sondern langsamer zunimmt, ist aus zahlreichen Erfahrungen ersichtlich. Der Schatten, welchen ein dunkler Gegenstand im Mondlichte entwirft, verschwindet, wenn man eine hellleuchtende Lampe in die Nähe bringt; ein Schatten im Lampenlicht verschwindet hinwiederum, wenn die Sonne zu leuchten beginnt. Aehnlich verschwindet das Licht der Sterne im Tageslicht. In allen diesen Fällen sind nun die objectiven Helligkeitsunterschiede gleich gross: das Sonnenlicht fügt zu dem Lampenschatten und seiner helleren Umgebung, zu dem

---

1) Fechner, Abhandlungen der kgl. sächs. Gesellschaft der Wiss. zu Leipzig. VI. (Math.-phys. Cl. IV) S. 455.

2) Preyer (Ueber die Grenzen der Tonwahrnehmung, Jena 1876, S. 67) behauptet das nämliche fur alle Sinnesorgane, insbesondere für das Ohr; er stützt sich dabei jedoch hauptsächlich auf allgemeine der Structur der Sinnesorgane entnommene Erwägungen, die hier immerhin sehr zweifelhaft sind.

Sternenlicht und dem dunkeln Himmelsgrund gleiche absolute Helligkeitsmengen hinzu. Helligkeitsdifferenzen von constant bleibender Grösse werden also nicht mehr empfunden, wenn die Lichtintensität zunimmt. Lässt man dagegen, statt bei gleich bleibender Helligkeitsdifferenz die absolute Lichtintensität zu steigern, zwei in Vergleich gezogene Helligkeiten immer im gleichen Verhältniss zu- oder abnehmen, so bemerkt man, dass die Unterschiede der Lichtempfindung entweder sich gleich bleiben, oder doch jedenfalls nicht im selben Verhältniss wie die objectiven Lichtintensitäten sich ändern. Betrachtet man z. B. Wolken von verschiedener Helligkeit oder eine Zeichnung mit Schattirungen zuerst mit freiem Auge und dann durch verdunkelnde graue Gläser, so sind in beiden Fällen feine Abstufungen der Helligkeit ungefähr mit gleicher Deutlichkeit sichtbar[1]). Das nämliche lehrt die Vergleichung der photometrisch ausgeführten Helligkeitsmessungen der Sterne mit dem subjectiven Lichteindruck, den die Sterne hervorbringen. Nach dem letzteren sind dieselben von den Astronomen in Grössenclassen eingetheilt worden, da ein leuchtender Punkt um so grösser erscheint, je heller er gesehen wird. Dabei ergab sich, dass die scheinbaren Sterngrössen in arithmetischem Verhältnisse zunehmen, wenn ihre objectiven Helligkeiten in geometrischem wachsen, eine Beziehung, welche offenbar dem Weber'schen Gesetze entspricht[2]).

Direct suchten Bouguer und Fechner die Empfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen nach der Methode der Minimaländerungen zu bestimmen, indem sie sich der sogenannten Schattenversuche bedienten. Eine weisse Tafel wird mit zwei Kerzenflammen von genau gleicher Lichtintensität erleuchtet und vor ihr ein Stab oder ein anderer schattengebender Gegenstand aufgestellt, der nun zwei Schatten auf die Tafel wirft. Das eine Licht L' wird bei wechselnder Distanz des anderen L so weit entfernt, bis der entsprechende Schatten nicht mehr sichtbar ist. Ist s die Entfernung des näheren Lichtes L, s' diejenige des entfernteren L', so verhalten sich die Intensitäten J und J' der auf der Tafel anlangenden Lichtstrahlen umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen, also wie $s'^2 : s^2$. Ist z. B. L' 10mal so weit von der Tafel entfernt wie L, so ist $J' = {}^1/_{100}\,J$. Nun ist aber J genau der Lichtstärke in dem vom entfernteren Licht L' herrührenden Schatten gleich. Im Moment wo dieser Schatten verschwindet ist also der von L' herrührende Beleuchtungszuwachs J' unmerklich geworden. Bouguer fand auf diese Weise, dass bei verschiedenen Lichtintensitäten der Schatten verschwand, wenn sein Helligkeitsunterschied $^1/_{64}$ war. Volkmann fand als Mittelwerth $^1/_{100}$[3]). In späteren genauer ausgeführten

1) Fechner, Abhandl. der kgl. sächs. Ges. der Wiss. VI, S. 458.
2) Fechner ebend. S. 492 und Elemente der Psychophysik I, S. 158.
3) Fechner, Psychophysik I, S. 148.

Versuchen desselben Beobachters ergab es sich jedoch, dass dieser Werth nicht ganz constant blieb, sondern mit der Lichtstärke veränderlich war, so dass er z. B. in einer Versuchsreihe bei geringer Lichtstärke $^1/_{65,6}$, bei grösserer $^1/_{195}$ betrug[1]). Zum nämlichen Resultate kam Aubert, der, wenn die absolute Lichtstärke allmälig von 1 auf 100 zunahm, dabei die Unterschiedsempfindlichkeit von $^1/_{40}$ auf $^1/_{146}$ anwachsen sah[2]). Doch waren diese bedeutenden Abweichungen hauptsächlich durch die rasche Zunahme der Schwellenwerthe bei geringen Lichtstärken veranlasst, während bei mittlerer Intensität dieselben verhältnissmässig wenig um $^1/_{100}$ schwankten. Uebrigens sind die Schattenversuche überhaupt ein verhältnissmässig unvollkommenes Verfahren, weil bei denselben leicht Einflüsse sich geltend machen, die entweder, wie Veränderungen des Einfallswinkels des Lichtes, Luftbewegungen, die objective Lichtstärke oder, wie die verschieden scharfe Begrenzung und die Bewegung der Schatten, die Auffassung der Intensitätsunterschiede beeinflussen.

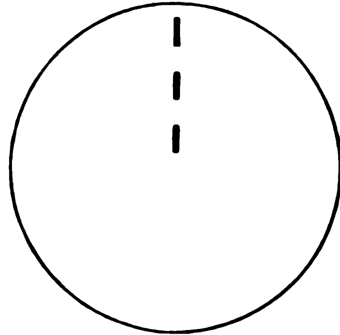


Fig. 104.

Einwurfsfreier sind in dieser Beziehung die zuerst von Masson ausgeführten Versuche mit rotirenden Scheiben, welche ebenfalls der Methode der Minimaländerungen entsprechen. Am einfachsten und zweckmässigsten verwendet man sie in der von Helmholtz angegebenen Form (Fig. 104). Auf einer weissen Kreisfläche zieht man längs eines Radius einen unterbrochenen Strich von constanter Dicke. Wird nun die Scheibe durch ein Uhrwerk in sehr schnelle Rotation versetzt, so erscheinen graue Ringe, deren Unterschied von der Helligkeit des Grundes mit zunehmendem Radius abnimmt[3]). Man bestimmt nun den Punkt der Scheibe, wo die grauen Ringe aufhören sichtbar zu sein, und erhält so die Unterschiedsempfindlichkeit bei der gegebenen Lichtstärke. Um zu untersuchen, ob dieselbe bei wechselnder Lichtstärke constant bleibt oder sich ändert, betrachtet man die Scheibe bei verschiedener objectiver Beleuchtung. Bleibt

1) Volkmann, Physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, I. Leipzig 1863, S. 56 f.

2) Aubert, Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865, S. 58 f.

3) Setzt man nämlich die Lichtstärke des weissen Grundes = 1, so ist, wenn d die Dicke des schwarzen Strichs und h die Helligkeit des grauen Ringes ist,

$$h = 1 - \frac{d}{2 r \pi}.$$

die Unterschiedsempfindlichkeit unverändert, so müssen die grauen Ringe immer an der nämlichen Stelle des Radius verschwinden. Dies fand nun Masson in seinen Versuchen sowohl bei dauernder Beleuchtung als bei der Anwendung instantanen elektrischen Lichtes annähernd bestätigt, und er schätzte hiernach die Unterschiedsempfindlichkeit, ziemlich übereinstimmend mit Volkmann's früheren Schattenversuchen, auf $^1/_{100}$—$^1/_{120}$ [1]). Aehnliche Resultate erhielt Helmholtz, der als mittleren Werth $^1/_{133}$ angibt; doch fand er zugleich, dass dieser Werth nicht ganz constant blieb sondern sowohl bei starker wie bei schwacher Beleuchtung etwas zunahm [2]). Dies bestätigen auch die nach einer etwas abgeänderten Methode vorgenommenen umfangreicheren Versuche Aubert's, in denen die grösste Unterschiedsempfindlichkeit $^1/_{186}$, die kleinste $^1/_{120}$ betrug; diese entsprach der geringsten, jene einer mittleren unter den zur Anwendung kommenden Helligkeiten [3]). Viel grösser wurden jedoch die Abweichungen, als Aubert die Versuche so einrichtete, dass bei ihnen Lichtstärken verglichen werden konnten, die der Reizschwelle sehr nahe lagen. Hier nahm die Unterschiedsempfindlichkeit ausserordentlich rasch ab, so dass bei einer eben merklichen Lichtstärke die Unterschiedsschwelle auf $^1/_3$—$^1/_4$ stieg, bei einer die absolute Grösse des eben empfindbaren Minimalreizes etwa um das 150—300fache übertreffenden Lichtstärke aber schon auf $^1/_{25}$ gesunken war und dann allmälig langsamer abnahm. Zugleich wurden die Schwankungen bei diesen Versuchen mit minimalen Lichtstärken sehr gross, und namentlich war die allmälige Zunahme der Reizbarkeit bei längerem Aufenthalt im Dunkeln, die Adaptation der Netzhaut, von deutlichem Einfluss. So fand Aubert, dass die Unterschiedsempfindlichkeit, welche im Anfang nur $^1/_4$ betrug, nach einiger Zeit bei derselben schwachen Lichtstärke auf $^1/_{25}$ sich erhoben hatte [4]). Aehnliche Veränderungen treten ohne Zweifel in der Nähe der Reizhöhe ein; doch sind sie hier wegen der Gefahr allzu starker Lichtreize nicht näher untersucht. Jedenfalls wird, wie Aubert gefunden hat, auch beim Uebergang von schwacher zu starker Beleuchtung eine Adaptation wirksam, indem beim Uebergang aus dunkler in helle Beleuchtung die Unterschiedsempfindlichkeit in Folge der eintretenden Blendung zuerst herabgesetzt ist und dann allmälig bis zu einer bestimmten Grenze zunimmt.

Wie zur Bestimmung der Unterschiedsschwelle der Lichtempfindung, so lassen sich die rotirenden Scheiben auch zu Versuchen nach der Methode der mittleren Abstufungen verwenden. Solche Beobachtungen sind

1) Masson, Ann. de chim. et de phys. 3. sér. XX, p. 129.
2) Helmholtz, Physiol. Optik, S. 315.
3) Aubert, Physiologie der Netzhaut, S. 70 f.
4) Aubert a. a. O. S. 67.

in grosser Zahl von Delboeuf ausgeführt worden[1]). Das Verfahren besteht hier darin, dass man entweder auf einer weissen Scheibe verstellbare schwarze Sectoren von veränderlicher Breite anbringt (Fig. 105) oder aber weisse Sectoren vor einem dunkeln Hintergrunde rotiren lässt. Die Breite der Sectoren wird dann so abgestuft, dass bei der Rotation graue Ringe entstehen, von denen je ein mittlerer zu dem innern und äussern, die ihm benachbart sind, gleich stark contrastirt. Bezeichnet man die Breite dreier zusammengehöriger Sectoren in der Reihenfolge von aussen nach innen mit δ, δ' und δ'', so würde das Weber'sche Gesetz verlangen, dass überall $\frac{\delta}{\delta'} = \frac{\delta'}{\delta''}$ genommen werden muss. In der That stimmen die bei mässiger Beleuchtungsstärke ausgeführten Versuche hiermit nahe überein. Wird aber die Lichtstärke vergrössert, so erscheinen die dunkleren Ringe relativ zu dunkel, wird die Lichtstärke vermindert, so erscheinen sie relativ zu hell. Dies beweist, dass die relative Unterschiedsempfindlichkeit nicht ganz constant ist, sondern bei abnehmender Lichtstärke etwas sinkt und dem entsprechend bei zunehmender (innerhalb der in diesen Versuchen eingehaltenen Grenzen) wächst[2]).

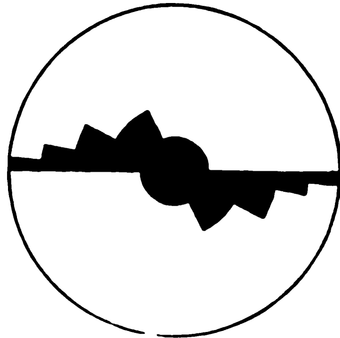


Fig. 105.

Die obigen Beobachtungen beziehen sich sämmtlich auf die Unterschiedsempfindlichkeit für farbloses Licht. Für einfarbige Strahlen weicht dieselbe beträchtlich ab je nach der Wellenlänge desselben; zugleich aber scheinen hierbei ziemlich grosse individuelle Schwankungen vorzukommen. So fand Dobrowolsky[3]) für Roth $^{1}/_{14}$, Gelb $^{1}/_{46}$, Grün $^{1}/_{59}$, Blau $^{1}/_{132}$, Violett $^{1}/_{268}$, für weisses Licht von gleicher objectiver Stärke $^{1}/_{186}$. Während demnach bei diesem Beobachter die Empfindlichkeit bis nahe an das violette Ende des Spektrums zunahm, fanden sie Lamansky[4]) und Dobrowolsky... und Born[5]) im Grün am bedeutendsten; doch weichen die Resultate dieser Beobachter wieder in andern Beziehungen von einander ab. Auf den Seitentheilen

1) Delboeuf, Étude psychophysique. Bruxelles 1873, p. 50.

2) In der ersten Auflage dieses Werkes (S. 419 f.) habe ich bereits Versuche mitgetheilt, bei denen in etwas anderer Weise übermerkliche Abstufungen an der rotirenden Scheibe benutzt wurden, die gleichfalls zu einer Bestätigung des Weber'schen Gesetzes führten. Dieselben werden unten bei der Besprechung der Contrasterscheinungen der Lichtempfindung (Cap. IX) Erwähnung finden.

3) Archiv für Ophthalmologie XVIII, 1. S. 74 f.

4) Archiv f. Ophthalm. XVII, 1. S. 123 f.

5) Poggendorff's Annalen, Ergänzungsband VI, S. 394.

der Netzhaut nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit bedeutend ab, zeigt aber in Bezug auf die einzelnen Farben ähnliche Unterschiede wie im directen Sehen [1]).

Eine Bestimmung der Reizschwelle für die Lichtempfindungen ist, auch abgesehen von den durch die Adaptation der Netzhaut bedingten Veränderungen der Erregbarkeit, desshalb unmöglich, weil selbst in absoluter Finsterniss eine schwache subjective Erregung stattfindet, die wahrscheinlich von dem Druck der flüssigen Augenmedien und der Muskelspannungen herrührt. Diese subjective Erregung pflegt man als das Eigenlicht der Netzhaut zu bezeichnen. Die Schwankungen in der Grösse desselben geben sich an den zuerst von Purkinje [2]) beschriebenen Lichtnebeln und Lichtfunken im dunkeln Gesichtsfeld zu erkennen. Auch der Eindruck des Schwarz rührt darum nicht von einem gänzlichen Fehlen der Lichtempfindung her, sondern er bezeichnet nur einen geringen Grad farbloser Lichtempfindung. Demnach kann von einer Reizschwelle beim Gesichtssinn höchstens insofern die Rede sein, als man die geringste Lichtintensität misst, die in absoluter Dunkelheit im Contrast gegen das Schwarz des dunkeln Gesichtsfeldes noch empfunden wird. Nach einigen Beobachtungen beginnen Metalle, wie Eisen, Zink, Platin, bei einer Temperatur von 335—370° C. im Dunkeln zu leuchten. Aubert schätzt diese Lichtintensität, freilich sehr approximativ, zu $^1/_{300}$ der Lichtstärke eines weissen Papiers, von welchem das Licht des Vollmondes reflectirt wird [3]). Diese Grenze wird demnach annähernd als die relative Reizschwelle angesehen werden können.

2) Schallempfindungen. Ueber dieses Sinnesgebiet existiren Versuche nach der Methode der Minimaländerungen von Volkmann [4]) sowie von Renz und Wolf [5]) und eine grössere Versuchsreihe von Nörr [6]) nach der Methode der richtigen und falschen Fälle. Volkmann, welcher seine Versuche mittelst eines Schallpendels ausführte, fand, dass die den Schallstärken proportionalen Fallhöhen annähernd im Verhältniss von 3 : 4 stehen mussten, wenn sie eben unterschieden werden sollten. Renz und Wolf bestätigten diese Angabe. Nörr benutzte den Schall eiserner Kugeln, welche vertical auf eine vibrationsfähige Platte herabfielen. Nach Beobachtungen von Vierordt soll die Schallstärke nicht, wie nach mechanischen Principien vorausgesetzt wird, der Fallhöhe sondern der Quadratwurzel der

1) Dobrowolsky, Pflüger's Archiv XII, S. 441 f.
2) Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, I, S. 78 f.
3) Aubert, Grundzüge der physiologischen Optik. Leipzig 1876, S. 485.
4) Fechner's Psychophysik I, S. 176.
5) Vierordt's Archiv für physiol. Heilkunde 1856, S. 185.
6) Zeitschrift für Biologie, 1879, XV, S. 297.

Fallhöhe proportional sein[1]). Hiernach bestimmte Nörr die von ihm angewandten Schallstärken in Einheiten der Reizschwelle, welche er bei der in allen Versuchen constant bleibenden Entfernung von 50 cm zwischen Ohr und Schallquelle = 1500 Milligrammmillimeter fand[2]). Die schwächste der zur Anwendung kommenden Schallstärken war das 1,71fache, die stärkste das 524 167,8fache dieser Einheit (nach Vierordt'schem Mass). Der schwächste Reiz überstieg also nur wenig die Grenze des eben merklichen, bei dem stärksten wurde die Intensität der Empfindung bereits unangenehm. Innerhalb dieser Grenzen wurden bei 7 Schallstärken, bei jeder etwa 1000 Versuche ausgeführt, die sich in drei Reihen gruppirten, bei denen die Unterschiede der verglichenen Schallintensitäten annähernd 5, 10 und 20 Proc. betrugen. Das Zeitverhältniss der verglichenen Eindrücke zeigte sich von merklichem Einfluss, indem die Procentzahl der richtigen Entscheidungen um 8,7 grösser war, wenn der stärkere Schall dem schwächeren nachfolgte. Hiervon abgesehen ergeben aber die Versuche, dass der Quotient $\frac{r}{n}$ innerhalb der ganzen benutzten Reizscala bei gleichen relativen Reizunterschieden mit grosser Annäherung constant blieb, dem Weber'schen Gesetze entsprechend[3]).

3) Druck- und Bewegungsempfindungen. Die hierher gehörigen Versuche von E. H. Weber haben die erste Unterlage des von ihm aufgestellten Gesetzes gebildet. Weber's eigene nach der Methode der eben merklichen Unterschiede ausgeführte Beobachtungen sind freilich wenig zahlreich und stehen nur theilweise mit seinem Gesetze in Uebereinstim-

---

1) Vierordt, Zeitschrift für Biologie, 1878, XIV, S. 300.

2) Wegen des abweichenden Materials ist damit die ältere von Schafhäutl (Abhandlungen der bayr. Akad. d. W. VII, S. 517) ausgeführte Bestimmung der Reizschwelle, nach welcher bei Benutzung eines Korks der Schall von 1 Milligr.-Millim. in 91 mm Entfernung verschwand, nicht vergleichbar. Uebrigens kommen hier selbst bei normalem Gehör sehr bedeutende individuelle Unterschiede vor. Vgl. Politzer, Archiv f. Ohrenheilkunde, XII, S. 104, und Lucae ebend. S. 282.

3) Die Endmittel des Präcisionsmasses h für die drei Versuchsgruppen mit 5, 10 und 20 Proc. Reizunterschied fand Nörr:

nach Fechner's Methode berechnet: 13,113—9,362—6,408,
nach G. E. Müller's Methode berechnet: 13,341—9,360 —6,616.

Genauer verhielten sich die Endmittel der drei Schallstärkenunterschiede wie

$$1 : 1,96 : 3,84.$$

Es stellte sich heraus, dass die Werthe von h nicht diesen Grössen selbst sondern ihren Quadratwurzeln annähernd reciprok waren, also sich verhielten wie

$$1 : \frac{1}{\sqrt{1,96}} : \frac{1}{\sqrt{3,84}}.$$

Demnach würden die in Fechner's Tabellen mit hD bezeichneten Werthe in diesem Falle $= h\sqrt{D}$ zu setzen sein vgl. oben S. 330 Anm. 1). Dieser auffallende Befund, der wahrscheinlich mit Vierordt's abweichendem Mass der Schallstärke zusammenhängt, bedarf wohl noch der näheren Untersuchung.

mung[1]). Die Empfindlichkeit für Druckunterschiede bestimmte er theils durch gleichzeitige Belastung beider Hände mit verschiedenen Gewichten, theils indem diese successiv auf eine und dieselbe Hand aufgesetzt wurden. Im ersten Fall betrug der relative Unterschied durchschnittlich $1/3$, im zweiten verringerte er sich auf $1/14$—$1/30$. Auch zeigte es sich, dass fast alle Personen geneigt sind zwei gleiche Gewichte mit beiden Händen verschieden zu schätzen, wobei die meisten das links liegende für das grössere halten. Feiner ist das Unterscheidungsvermögen für Gewichte, wenn solche durch Heben geschätzt werden, wobei die Bewegungsempfindung mit der Druckempfindung zusammenwirkt. So fand Weber, als er die beiden gleichzeitig belasteten Hände bewegte, eine Unterschiedsempfindlichkeit von $1/15$—$1/20$. Wurden durch successive Hebung mit einer Hand und bei gleichzeitiger Beugung des gestreckten Armes zwei in ein Tuch eingeschlagene Gewichte verglichen, so konnte noch ein Unterschied von $1/40$ erkannt werden. Es ist jedoch zu bemerken, dass bei allen diesen Versuchen auf den Einfluss der Ermüdung und anderer Fehlerquellen sowie auf das Gewicht des hebenden Armes keine Rücksicht genommen wurde. Das nämliche gilt von Versuchen, die in neuerer Zeit Biedermann und Löwit unter Hering's Leitung nach der nämlichen Methode ausführten, und in denen sie Weber's Resultate nicht bestätigen konnten[2]).

Den Untersuchungen über die Unterschiedsempfindlichkeit für Druckgrössen treten die Ermittelungen über die geringsten absoluten Gewichte, welche noch empfunden werden, ergänzend zur Seite. Aubert und Kammler[3]) fanden diese Druckreizschwelle am kleinsten für Stirn, Schläfen und Dorsalseite der Vorderarme und Hände, nämlich = 0,002 Grm. Sie stieg an der Volarseite des Vorderarms auf 0,003, an Nase, Lippen, Kinn und Bauch auf 0,005, an der Volarfläche der Finger variirte sie zwischen 0,005 und 0,015, auf den Fingernägeln und an der Fersenhaut erreichte

1) Annotationes anatomicae (Progr. collecta). Prol. XII (1851). Tastsinn und Gemeingefühl S. 548 f.

2) Hering, Ueber Fechner's psychophysisches Gesetz, S. 33 f. Auch über die Druckempfindlichkeit haben die nämlichen Beobachter Versuche ausgeführt (ebend. S. 36). Bei denselben fielen Gewichte aus sehr grosser Höhe auf eine Fingerspitze. Hering theilt hier nur das Resultat mit, dass die Ergebnisse nicht mit dem Weber'schen Gesetz übereinstimmten. Doch ist nicht angegeben, ob die Berührungsfläche der Gewichte unverändert blieb, was unerlässlich ist und bei Weber's Versuchen in der That der Fall war (Tastsinn und Gemeingefühl S. 544). Zweckmässiger noch als dieses Verfahren ist übrigens die zuerst von Dohrn (Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 10, S. 337) angewandte Methode, welche darin besteht, dass an der einen Wagschale einer Wage eine auf der Haut aufruhende Pelotte angebracht wird, worauf durch wechselnde Entlastung und Belastung der andern Wagschale der Druck vermehrt oder vermindert werden kann. Vgl. über diese und andere namentlich zu pathologisch-diagnostischen Zwecken angewandte Verfahrungsweisen Bastelberger, Experimentelle Prüfung der zur Drucksinn-Messung angewandten Methoden. Stuttgart 1879.

3) Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, V, S. 145.

sie sogar 1 Grm. Diese Zahlen machen es sehr wahrscheinlich, dass die Variationen der Druckreizschwelle einzig und allein von der Dicke der die sensibeln Nervenendigungen bedeckenden Oberhaut abhängen.

Ueber die Unterscheidung gehobener Gewichte wurden umfangreiche Versuche von FECHNER nach der Methode der richtigen und falschen Fälle ausgeführt. Zwei Gewichte von übereinstimmender Grösse P befanden sich unverrückbar befestigt in zwei mit Handgriffen versehenen geschlossenen Gefässen; zu deren einem wurde das Zusatzgewicht D, welches meist $= 0,04$ und $= 0,08\ P$ war, hinzugefügt, Hebungszeit und Hebungshöhe blieben constant. Entweder wurde nur eine Hand, oder es wurden beide Hände zur Hebung benutzt, während überdies durch den regelmässigen Wechsel der Zeitfolge der Hebungen und der Lage des Zusatzgewichtes möglichst auf die Elimination constanter Miteinflüsse Bedacht genommen war. Die Versuche zeigten, dass die einem und demselben relativen Reizzuwachs entsprechenden Werthe von $\frac{r}{n}$ und demgemäss auch die Werthe der Unterschiedsschwelle bei mässigen Gewichtsgrössen ziemlich constant blieben, während bei grösseren Gewichten die Unterschiedsempfindlichkeit erheblich zunahm [1]).

1) Bei der von FECHNER selbst ausgeführten Berechnung (Psychophysik I, S. 190 f.) sind die zweifelhaften Fälle in der auf S. 333 erwähnten unrichtigen Weise verwerthet. Es seien daher im folgenden als Beispiel die Ergebnisse einer zweihändigen Versuchsreihe FECHNER's nach der von G. E. MÜLLER (a. a. O. S. 197) ausgeführten Berechnung mitgetheilt.

P	Relative Werthe von U			Werthe von h		
	$D = 0,04\ P$	$D = 0,08\ P$	Mittel	$D = 0,04\ P$	$D = 0,08\ P$	Mittel
300	0,02328	0,02296	$\frac{1}{43,6}$	$\frac{6,91}{P}$	$\frac{6,52}{P}$	$\frac{6,72}{P}$
500	0,02052	0,02032	$\frac{1}{49}$	$\frac{6,46}{P}$	$\frac{6,81}{P}$	$\frac{6,39}{P}$
1000	0,01844	0,01960	$\frac{1}{52,6}$	$\frac{8,78}{P}$	$\frac{8,02}{P}$	$\frac{8,40}{P}$
1500	0,01616	0,01688	$\frac{1}{60,5}$	$\frac{9,09}{P}$	$\frac{9,77}{P}$	$\frac{9,43}{P}$
2000	0,01472	0,01368	$\frac{1}{70,4}$	$\frac{10,11}{P}$	$\frac{10,22}{P}$	$\frac{10,17}{P}$
3000	0,01284	0,01456	$\frac{1}{73}$	$\frac{10,08}{P}$	$\frac{11,18}{P}$	$\frac{10,63}{P}$

Diese Tabelle lehrt, dass, gemäss den der Benutzung der Methode der richtigen und falschen Fälle zu Grunde liegenden Voraussetzungen, die Werthe von U, welche bei verschiedener Grösse des Zusatzgewichtes D erhalten werden, bei jedem Gewicht P übereinstimmen, und dass die Werthe des Präcisionsmasses h proportional der Abnahme der Unterschiedsschwelle U zunehmen. Dagegen sind bei verschiedenen Gewichten P die Werthe von U und h keineswegs constant, wie dies bei einer absoluten Gültigkeit

Bei allen bisher besprochenen Beobachtungen wirkten Bewegungs- und Druckempfindungen zusammen, doch lässt sich schon aus der feineren Unterscheidung der Gewichtsunterschiede mittelst der Hebung mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass die Resultate auf die Unterschiedsempfindlichkeit der Bewegungsempfindung zu beziehen seien. Dies bestätigen auch die Versuche von E. LEYDEN[1]) und M. BERNHARDT[2]), nach denen die Empfindlichkeit der Haut theilweise oder völlig aufgehoben sein kann, ohne dass die Schätzung von Gewichtsunterschieden merklich gestört ist. Ferner beziehen sich die obigen Versuche ausschliesslich auf die Kraftempfindung bei der Bewegung, nicht aber auf die Fähigkeit der Unterscheidung von Bewegungsgrössen. Während bei der Untersuchung der ersteren die Erhebungshöhe constant blieb und das belastende Gewicht variirt wurde, muss bei der Prüfung der letzteren das Gewicht constant bleiben, indess die Erhebungshöhe verändert wird. Bis jetzt sind solche Versuche in zureichender Weise nur am Auge in Bezug auf die Convergenzbewegungen nach der Methode der Minimaländerungen ausgeführt worden. Wir werden auf diese Beobachtungen wegen ihrer Beziehung zur Theorie der extensiven Gesichtsvorstellungen später zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, dass dieselben innerhalb der benutzten Entfernungen des Fixirpunktes, die sich zwischen 180 und 60 cm bewegten, eine constante Unterschiedsempfindlichkeit von durchschnittlich $^1/_{31}$ ergaben. Die Reizschwelle entsprach einer Bewegung der Blicklinie von 68 Winkelsecunden oder einer Contraction des innern geraden Augenmuskels um etwa 0,004 mm[3]).

4) Temperaturempfindungen. Die Feststellung quantitativer Beziehungen hat bei ihnen mit grösseren Schwierigkeiten zu kämpfen als in irgend einem anderen Sinnesgebiet. Wir empfinden weder jedes Steigen der Temperatur als Wärme noch jedes Sinken derselben als Kälte, sondern den Ausgangspunkt der Temperaturempfindungen bildet die Eigenwärme der Haut. Sobald eine Hautstelle über diesen ihren physiologischen Nullpunkt erwärmt wird, entsteht Wärmeempfindung, sobald sie unter denselben abgekühlt wird Kälteempfindung. Dabei ist aber dieser Nullpunkt selbst nicht unveränderlich, sondern die Haut adaptirt sich bis

des WEBER'schen Gesetzes erwartet werden müsste. Doch kommt in Betracht, dass die Versuche FECHNER's in einer Weise angestellt waren, dass das Gewicht des Armes mit in Rechnung zu ziehen wäre. Mit Rücksicht hierauf eine hypothetische Correctionsconstante einzuführen, wie es FECHNER versuchte (In Sachen der Psychophysik S. 198), dürfte nicht unbedenklich sein. Zweckmässiger wäre es wohl die Versuche überhaupt so vorzunehmen, dass die Hebung des Armes ausgeschlossen ist.

1) VIRCHOW's Archiv, Bd. 47, S. 325 f.

2) Archiv für Psychiatrie, III, S. 632.

3) WUNDT, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, S. 195 und 415. Vgl. unten Cap. XIII.

zu einem gewissen Grade der Aussentemperatur, indem der Nullpunkt in der Kälte sinkt und in der Wärme steigt[1]). Am empfindlichsten ist die Haut für Temperaturschwankungen, die dem Nullpunkte nahe gelegen sind. Wahrscheinlich sind die abweichenden Resultate, die verschiedene Beobachter hinsichtlich der günstigsten Temperaturgrade erhielten, durch die individuellen Abweichungen in dem physiologischen Nullpunkte der Fingerhaut bedingt, an der alle Beobachtungen ausgeführt wurden: so fand Fechner die feinste Unterschiedsempfindlichkeit zwischen 10 und 20° R. (12—25 C.), wo dieselbe fast den Angaben eines feinen Quecksilberthermometers nahe kam[2]). Andere Beobachter fanden höhere Temperaturgrenzen für die Maximalempfindlichkeit: so Lindemann 26—39° C., Nothnagel damit ziemlich übereinstimmend 27—33° C., und Alsberg sogar 35—39° C.[3]). Je nach der Körperstelle ist übrigens die Temperaturempfindlichkeit eine verschiedene, und sie scheint hauptsächlich von der Dicke der Epidermis abzuhängen[4]). Ferner fand E. H. Weber, dass sowohl die Wärme- wie die Kälteempfindung mit der Grösse der empfindenden Fläche zunimmt, und dass Temperatur- und Druckempfindung insofern in einer gewissen Beziehung stehen, als kalte Körper vom gleichen Gewicht schwerer zu sein scheinen als warme[5]).

Alle diese Momente bedingen eine Veränderlichkeit der Temperaturempfindungen, welche messende Untersuchungen über die Beziehung der Empfindungsintensität zur Reizstärke in hohem Grade erschwert. Die Reizstärke ist ja hier nicht allein mittelst der objectiven Temperatur zu messen, sondern es kommt bei ihr stets der physiologische Nullpunkt der Temperaturempfindungen wesentlich in Betracht, und der letztere ist in Folge der Adaptation, welche durch die Versuche selbst herbeigeführt werden muss, fortwährend veränderlich. Aus diesem Grunde lässt sich aus den vorliegenden Beobachtungen wohl nur dies schliessen, dass mit der Entfernung von jenem Nullpunkte die Unterschiedsempfindlichkeit geringer wird. Die von Fechner für den Gang der Wärmeempfindungen nach der Methode der eben merklichen Unterschiede gewonnenen Zahlen stimmen zwar mit dem Weber'schen Gesetze annähernd überein, wenn man mit Fechner die Mitteltemperatur zwischen Frostkälte und Blutwärme (14,77° R.) als physiologischen Nullpunkt annimmt. Diese Annahme ist aber willkür-

---

1) Hering, Grundzüge einer Theorie des Temperatursinns (Sitzungsber. der Wiener Akad. III. Abth., Bd. 75), S. 8 f.

2) Die kleinsten von Fechner (Psychophysik, I, S. 202) gefundenen Temperaturen betragen $^{1}/_{10}$° R. E. H. Weber (Tastsinn und Gemeingefühl, S. 554) gibt $^{1}/_{5}$—$^{1}/_{6}$° R. an.

3) Lindemann, De sensu caloris Dissert. Halis 1857. Nothnagel, Deutsches Archiv für klin. Medicin, II, S. 284. Alsberg, Ueber Raum- und Temperatursinn. Dissert. Marburg 1863.

4) E. H. Weber a. a. O. S. 552. Nothnagel a. a. O.

5) Weber, ebend. S. 551, 554.

lich, und es sind daher jedenfalls zur Entscheidung der Frage neue Versuche erforderlich, bei denen auf die Eigenwärme der Haut und die stattfindende Adaptation die nöthige Rücksicht genommen wird [1].

5) Geschmacksempfindungen. Von den Empfindungen der beiden niederen chemischen Sinne gestattet höchstens der Geschmackssinn eine Untersuchung in Bezug auf die gegenseitigen Beziehungen der Reiz- und Empfindungsstärke. Aber auch bei ihm werden in Folge der Unmöglichkeit die Reizeinwirkung räumlich und zeitlich zu beschränken und wegen der langen physiologischen Nachwirkung der Erregungen die Resultate so unsicher, dass sie für die psychologischen Fragen nicht zu verwerthen sind. Wenn Fr. Kepler in seinen nach der Methode der richtigen und falschen Fälle angestellten Versuchen fand, dass mit wachsender Concentration der Lösungen die Unterschiedsempfindlichkeit bei Sauer und Süss abnimmt, bei Salzig und Bitter dagegen zunimmt, so ist es höchst wahrscheinlich, dass dieses Ergebniss in den veränderlichen physiologischen Bedingungen der Reizung seinen Grund hat [2]. Ausserdem liegen Beobachtungen über die Reizschwelle des Geschmackssinnes gegenüber verschiedenen schmeckbaren Stoffen vor. Aus denselben ergibt sich, dass eine Zuckerlösung concentrirter sein muss als eine Kochsalzlösung, und dass in noch stärkerer Verdünnung bittere und saure Stoffe geschmeckt werden [3]. Aber da der Procentgehalt einer Lösung gar keinen Massstab abgibt für die chemische Reizintensität, so haben diese Beobachtungen nur einen beschränkten physiologischen Werth. Bestätigt hat sich übrigens auch hier die von Weber bei den Temperaturempfindungen ermittelte Thatsache, dass bei gleich bleibender Reizintensität die Deutlichkeit der Empfindung zunimmt mit der Grösse der gereizten Oberfläche.

Ueberblicken wir hiernach die Gesammtheit der für die verschiedenen Sinnesgebiete gemachten Ermittelungen, so lässt sich nicht verkennen, dass

1) Auf der andern Seite ist übrigens offenbar auch auf die Angabe von Weber, dass er bei den Temperaturen zwischen 14° R. und der Blutwärme den eben merklichen Unterschied von ungefähr gleicher absoluter Grösse gefunden habe (a. a. O. S. 554), eine Angabe, die Weber's eigenem Gesetz direct widerstreiten würde, kein besonderes Gewicht zu legen, da Weber's Bestimmungen sichtlich nur höchst approximative waren, und da bei ihnen wegen der successiven Vergleichung der verschieden temperirten Flüssigkeiten mit dem nämlichen Finger die Nachwirkungen der Temperaturreize in hohem Grade störend sein mussten.

2) Fr. Kepler, Pflüger's Archiv, Bd. 2, S. 449. Für die Frage des Weber'schen Gesetzes sind diese Versuche schon desshalb nicht zu verwerthen, weil bei ihnen, nach der früheren Berechnungsweise Fechner's, den richtigen Fällen auch die Hälfte der zweifelhaften beigezählt ist.

3) Valentin, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1848, II, 2. Camerer, Pflüger's Archiv, Bd. 2, S. 322. Erwähnt seien hier einige Zahlen von Valentin, da sie sich über eine grössere Zahl von Geschmacksstoffen erstrecken. Hiernach muss eine Lösung enthalten von Zucker $^1/_{83}$, Kochsalz $^1/_{426}$, Schwefelsäure $^1/_{10000}$, Chinin $^1/_{33000}$, wenn eine deutliche Empfindung entstehen soll.

überall, wo überhaupt die Verhältnisse der Reizstärke und der Reizeinwirkung in zureichend exacter Weise beherrscht werden können, das Weber'sche Gesetz wenigstens eine approximative Geltung beanspruchen darf. Am genauesten und im weitesten Umfang stimmen mit demselben die Schallversuche überein; begrenzter ist seine Geltung für Lichtstärken, Druck- und Bewegungsempfindungen, völlig unsicher ist sie in Bezug auf die Temperatur- und Geschmacksempfindungen, während über die Geruchs- und Gemeinempfindungen Untersuchungen überhaupt nicht vorliegen, auch schwerlich solche ausführbar sind. Betrachtet man dieses Ergebniss ohne Rücksicht auf die speciellen physiologischen Bedingungen der Reizung, so erscheint der Ausspruch gerechtfertigt, dass das Weber'sche Gesetz eine allgemeine Geltung nicht besitze, dass es nur für gewisse Sinnesgebiete, und für die meisten derselben überdies nur innerhalb gewisser Grenzen annähernd zutreffe [1]). Günstiger gestaltet sich die Sache, wenn wir die physiologischen Eigenschaften der einzelnen Sinnesorgane in Rücksicht ziehen. Dann fällt offenbar der Umstand nicht unerheblich ins Gewicht, dass gerade derjenige Sinn, bei welchem die physiologischen Einrichtungen am genauesten den äusseren Reizen angepasst sind, bei welchem physiologische Transformationen der Erregung und Nachwirkungen derselben am wenigsten in Betracht kommen, der Gehörssinn, auch die umfassendste Bestätigung des Gesetzes darbietet. Unter viel verwickelteren Bedingungen befindet sich der Gesichtssinn. Dass die Intensität des photochemischen Processes, in welchem hier höchst wahrscheinlich die Nervenreizung besteht, der Lichtstärke annähernd proportional sei, ist jedenfalls nur innerhalb engerer Grenzen anzunehmen. Ausserdem werden durch die lange Nachdauer der Reizung, die selbst im Dunkeln andauernden subjectiven Lichterscheinungen, endlich durch den Vorgang der Adaptation für wechselnde Lichtstärken die Beobachtungen so complicirt, dass es unmöglich sein dürfte für Reize von sehr verschiedener Stärke constante physiologische Bedingungen herzustellen. Aehnlich dürfte bei den Temperaturversuchen die Schwierigkeit wesentlich in den Eigenschaften des Sinnesorgans zu suchen sein, in der Veränderlichkeit des physiologischen Nullpunktes, den Vorgängen der Adaptation, der raschen Ermüdung, welche hohe und niedere Temperaturen herbeiführen; auch führt hier zudem die Ausführung der Versuche wegen der schwierigeren Beherrschung der Temperaturreize grössere Fehler mit sich. Leichter werden diese bei der Untersuchung der Druck- und Bewegungsempfindungen zu vermeiden sein, obgleich es in den bisherigen Beobachtungen noch nicht vollständig geschehen ist. Die nähere Erwägung dieser Verhältnisse führt zu dem Resultat, dass die all-

1) G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 224.

gemeine Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes für die Empfindungen zwar bis jetzt durch die Erfahrung nicht strenge bewiesen ist, auch schwerlich jemals für alle Sinnesgebiete zu beweisen sein wird, dass aber ebenso wenig auf Grund der Erfahrung die Wahrscheinlichkeit seiner allgemeinen Geltung bestritten werden kann, falls für eine solche anderweitige physiologische oder psychologische Gründe beigebracht werden sollten. Dies führt uns auf die Frage, ob und inwiefern das WEBER'sche Gesetz einer theoretischen Erklärung zugänglich ist.

3. Bedeutung des WEBER'schen Gesetzes.

Das WEBER'sche Gesetz lässt möglicherweise drei Deutungen zu: eine physiologische, eine psychophysische und eine psychologische. Sie alle haben ihre Anhänger gefunden.

Die physiologische Deutung nimmt an, dasselbe beruhe auf den eigenthümlichen Erregungsgesetzen der Nervensubstanz, indem die in der letzteren ausgelöste Erregung nicht proportional der Reizstärke sondern langsamer anwachse, so zwar dass die Reizstärken annähernd in geometrischer Progression zunehmen müssten, wenn die Nervenerregungen in arithmetischer zunehmen sollen. Von der Empfindung setzt man in diesem Falle voraus, sie sei der Nervenerregung direct proportional. Theils hat man sich bei der Vertheidigung dieser Ansicht auf Beobachtungen gestützt, theils aber blosse Wahrscheinlichkeitsgründe für dieselbe geltend gemacht. DEWAR und M'KENDRICK glaubten feststellen zu können, dass die Grösse der negativen Stromesschwankung im Sehnerven des Frosches bei wachsender Beleuchtung in einem dem WEBER'schen Gesetze entsprechenden Verhältnisse zunehme [1]). Da aber in ihren Versuchen die Massregeln so getroffen waren, dass in Folge der Verschiebung der Lichtquelle die Grösse der beleuchteten Fläche und vielleicht selbst der Ort der Lichtreizung veränderlich war, überdies immer nur zwei Lichtstärken mit einander verglichen wurden, so lassen diese Beobachtungen gar keinen Schluss zu, selbst wenn man der Voraussetzung beistimmt, dass die negative Schwankung der Nervenerregung proportional sei. Meistens hat man denn auch vom Standpunkt der physiologischen Deutung aus nicht in die peripherischen Sinnesorgane und Nerven sondern in die centrale Nervensubstanz den Grund jenes eigenthümlichen Wachsthums der Empfindungen verlegt. Hierbei weist man namentlich auf die früher (S. 255) erwähnte Thatsache hin, dass in der grauen Substanz schwächere Reize latent werden. Hierin

---

1) DEWAR and M'KENDRICK, Transactions of the royal society of Edinburgh. Vol. XXVII, 1874, p. 156.

sieht man mit Recht nicht bloss einen zureichenden Grund für die Existenz der Reizschwelle, sondern man folgert daraus auch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, dass sich jede Erregung in der grauen Substanz mit abnehmender Intensität fortpflanze, ein Schluss, der in den aus Cap. VI bekannten Gesetzen der Ausbreitung der Reflexe eine Stütze zu finden scheint [1]. Aus allen diesen Erwägungen folgt jedoch immer nur, dass die Reizschwelle, wie sie schon für die Reflexapparate des Rückenmarks bei einem höheren Reizwerthe liegt als für den peripherischen Nerven, so für die centralen Sinnesgebiete der Grosshirnrinde vielleicht noch weiter ansteigen werde. Selbst die Thatsache, dass wir bei den Reflexversuchen grössere absolute Unterschiede der Reize nöthig finden als bei der Erregung motorischer Nerven, um gleich grosse Unterschiede der Zuckung hervorzubringen [2], beweist nur eine Zunahme der absoluten Grösse der Unterschiedsschwelle, wir wissen aber damit noch durchaus nicht, ob diese Grösse nun innerhalb gewisser Grenzen constant oder veränderlich ist. Wären in solchem Falle überhaupt Argumentationen a priori gestattet, so könnte man mindestens mit demselben Rechte auf Grund der früher (S. 258) nachgewiesenen Vergrösserung der Reizbarkeit durch die Erregung zu der Vermuthung kommen, dass die centralen Auslösungswiderstände vorzugsweise bei schwächeren Reizen sich geltend machten, um bei stärkeren allmälig bis zu der Grenze, wo die Erschöpfung ihren vorwiegenden Einfluss gewinnt, abzunehmen. In Wahrheit wissen wir über das Gesetz, nach welchem in den Nervencentren die Erregung mit der Reizstärke wächst, noch gar nichts, und zu Hypothesen bieten uns die bekannten Erscheinungen bei der verwickelten Natur dieser Vorgänge keine Unterlage. Als ein Wahrscheinlichkeitsgrund für die physiologische Deutung wurde endlich noch die durch alle Untersuchungen der physiologischen Psychologie bestätigte Wechselbeziehung des physischen und psychischen Geschehens geltend gemacht. Man ist der Meinung, diese Beziehung sei gestört, wenn die Abstufung unserer Empfindungen einem andern Gesetze folge als die Abstufung der sie begleitenden centralen Erregungen. Aus der Proportionalität von Empfindung und Gehirnerregung, welche als a priori nothwendig vorausgesetzt wird, schliesst man demnach, dass jede Abweichung von dem gleichmässigen Wachsthum der Empfindung mit dem Reiz einen rein physiologischen Grund haben müsse [3]. Auch diese Folgerung ist jedoch keineswegs triftig. Man beachtet bei derselben nicht, dass die Schätzung der Empfindungsintensität ein complicirter Vorgang ist,

---

1) G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 233 f.

2) Wundt, Mechanik der Nerven, II, S. 19.

3) Mach, Ueber die physiologische Wirkung räumlich vertheilter Lichtreize (Wiener Sitzungsber. III. Abth., Bd. 68), S. 11. Hering, ebend. Bd. 72, S. 17. S. 24.

auf welchen neben der centralen Sinneserregung die Wirksamkeit des Centrums der Apperception von wesentlichem Einflusse sein wird[1]. Darüber, wie die centralen Sinneserregungen unabhängig von demselben empfunden würden, können wir nichts wissen; auch das WEBER'sche Gesetz bezieht sich selbstverständlich nur auf die appercipirten Empfindungen; es kann daher ebenso gut in den Vorgängen der apperceptiven Vergleichung der Empfindungen wie in der ursprünglichen Beschaffenheit der centralen Sinneserregungen seinen Grund haben.

Die psychophysische Deutung betrachtet unser Gesetz als ein solches der Wechselbeziehung zwischen der körperlichen und geistigen Thätigkeit. FECHNER, der diese Auffassung zur Geltung gebracht hat, stützt sich hauptsächlich auf die innere Unwahrscheinlichkeit, dass ein Verhältniss, wie es im WEBER'schen Gesetz seinen Ausdruck finde, für die Fortpflanzung körperlicher Bewegungen gelten sollte[2]. Als unterstützende Momente betrachtet er die Thatsache der Reizschwelle sowie die innerhalb gewisser Grenzen nachzuweisende Unabhängigkeit der relativen Unterschiedsempfindlichkeit von der absoluten Empfindlichkeit, welche Unabhängigkeit er als das »Parallelgesetz zum WEBER'schen Gesetze« bezeichnet, insofern durch dasselbe die psychophysische Deutung des letzteren begründet werde[3]. Was nun zunächst die zwei zuletzt erwähnten Thatsachen betrifft, so wird man denselben eine Beweiskraft nicht zugestehen können. Die Reizschwelle kann sehr wohl in den Eigenschaften der Nervensubstanz begründet sein, ja nach den in Cap. VI mitgetheilten Erfahrungen ist sie jedenfalls zum Theil von physiologischen Bedingungen abhängig. Ebenso würde das Parallelgesetz sowohl mit einer physiologischen wie mit einer psychologischen Deutung vereinbar sein. Die erstere würde nur die Annahme machen müssen, dass jede Aenderung der absoluten Empfindlichkeit innerhalb der Grenzen der Gültigkeit jenes Gesetzes mit einer proportionalen Aenderung aller Reizeffecte verbunden sei, eine Annahme, die zwar noch des Beweises bedarf, aber doch nicht a priori als unwahrscheinlich bezeichnet werden kann[4]. Der allgemeinen Unwahrscheinlichkeit endlich, dass auf physischem Gebiet ein Gesetz wie das WEBER'sche Geltung besitze, würde nur dann ein grösseres Gewicht beizumessen sein, wenn die empirischen Bewährungen dieses Gesetz als einen exacten Ausdruck darzuthun vermöchten. Bei seiner nur approximativen empirischen Geltung bleibt aber der Verdacht nicht ausgeschlossen, es möge dasselbe nur eine zufällige mathematische Form sein, die innerhalb gewisser Grenzen annähernd richtig

1) Siehe oben Cap. V, S. 216 f.
2) Elemente der Psychophysik, II, S. 377 f. In Sachen der Psychophysik, S. 65 f.
3) Elemente der Psychophysik, I, S. 300.
4) Vgl. die Ausführungen von G. E. MÜLLER a. a. O. S. 268 f.

die Thatsache zum Ausdruck bringt, dass die centrale Nervenerregung langsamer wächst als der äussere Reiz. Alle diese Einwände könnten nur dann in wirksamer Weise zum Schweigen gebracht werden, wenn es gelänge die psychophysische Deutung mit andern Thatsachen unserer inneren und äusseren Erfahrung in eine innere Verbindung zu bringen. Dies aber ist nicht möglich, so lange man bei der psychophysischen Deutung stehen bleibt, denn nach ihr ist das WEBER'sche Gesetz ein Fundamentalgesetz, welches nur für die Beziehungen des Aeusseren und Inneren gilt, und für welches daher unmöglich weder im Gebiet der innern noch in dem der äussern Erfahrung unterstützende Thatsachen gefunden werden können.

Die psychologische Deutung sucht das Gesetz weder aus den physiologischen Eigenschaften der Nervensubstanz noch aus einer eigenthümlichen Wechselwirkung des Physischen und Psychischen sondern aus den psychologischen Vorgängen abzuleiten, welche bei der messenden Vergleichung der Empfindungen wirksam werden. Sie bezieht also dasselbe nicht auf die Empfindungen an und für sich sondern auf die Apperceptionsprocesse, ohne welche eine quantitative Schätzung der Empfindungen niemals stattfinden kann. Psychologisch lässt sich nämlich offenbar das WEBER'sche Gesetz auf die allgemeinere Erfahrung zurückführen, dass wir in unserm Bewusstsein kein absolutes sondern nur ein relatives Mass besitzen für die Intensität der in ihm vorhandenen Zustände, dass wir also je einen Zustand an einem andern messen, mit dem wir ihn zunächst zu vergleichen veranlasst sind. Wir können auf diese Weise das WEBER'sche Gesetz als einen Specialfall eines allgemeineren Gesetzes der Beziehung oder der Relativität unserer inneren Zustände auffassen. In dieser Zurückführung auf ein allgemeineres Gesetz, dessen Gültigkeit wir noch auf andern Gebieten, namentlich bei der qualitativen Vergleichung der Empfindungen sowie bei dem Verhältniss der Gefühle zu den Vorstellungen bestätigen werden, liegt die wichtigste Stütze dieser Auffassung. Nach ihr ist das Gesetz der Beziehung nicht sowohl ein Empfindungsgesetz als ein Apperceptionsgesetz, und nur hierdurch wird es begreiflich, dass seine Geltung weit über das Gebiet der Empfindungsstärken hinausreicht. Zugleich ist ersichtlich, dass dasselbe mit der Annahme, die Empfindung als solche wachse innerhalb der Grenzen seiner Gültigkeit nach demselben Gesetze annähernder Proportionalität wie die centrale Sinneserregung, nicht einmal im Widerspruch steht, denn es bezieht sich ja gar nicht direct auf die Empfindungen selbst sondern erst auf die apperceptiven Processe, welche durch die Empfindungen ausgelöst werden. Die psychologische Deutung bietet darum auch den Vorzug dar, dass sie eine gleichzeitige physiologische Erklärung nicht ausschliesst, während jede der vorangegangenen Deutungen nur eine einseitige Erklärung

zulässt. Dabei ist freilich zu bemerken, dass unsere Kenntniss der centralen Innervationsvorgänge noch zu mangelhaft ist, als dass sie einer solchen Erklärung die erforderlichen empirischen Unterlagen bieten könnte.

In den kritischen Erörterungen, deren Gegenstand das WEBER'sche Gesetz innerhalb der letzten Jahre gewesen ist, trat im Gegensatze zu FECHNER im allgemeinen die Neigung zu einer physiologischen Deutung hervor, wobei man meistens aus dem richtigen Vordersatze, jede psychologische Thatsache im Gebiet unserer sinnlichen Vorstellungen müsse eine physiologische Grundlage haben, den unrichtigen Schluss zog, eine psychologische Deutung werde dadurch unter allen Umständen hinfällig. Bei dem unvollkommenen Zustande der Gehirnphysiologie sind wir aber nicht selten in der Lage die psychologische Formulirung gewisser Gesetze zu kennen, deren physiologische Bedeutung noch im Dunkeln liegt oder dem Gebiet der Hypothese angehört. Die sogenannten Associationsgesetze bieten hierfür, wie wir später sehen werden, einen augenfälligen Beleg. Nicht selten wurde aber bei dieser Polemik nicht bloss die Deutung des WEBER'schen Gesetzes sondern dieses selbst angegriffen, indem man entweder, wie HERING, seine Richtigkeit ganz leugnete oder, wie AUBERT, DELBOEUF, MÜLLER u. A., nur eine approximative Geltung für dasselbe zugestand. HERING[1]) meinte, zu einer richtigen Auffassung der wirklichen Dinge sei nothwendig eine Proportionalität zwischen unsern Empfindungen und den Reizen erforderlich, auch lehre die Erfahrung, dass z. B. der Unterschied zwischen 5 und 10 Pfund grösser geschätzt werde als derjenige zwischen 5 und 10 Loth. Hier ist ausser Acht gelassen, dass bei der Beurtheilung der absoluten Reizstärken selbstverständlich nur die Association mit früheren Erfahrungen massgebend sein kann, da wir überhaupt nur aus der Erfahrung von den absoluten Reizstärken, welche bestimmten Empfindungen entsprechen, etwas wissen können. Durch Erfahrung haben wir gelernt, dass ein starkes Gewicht viel mehr als ein schwaches geändert werden muss, um eine eben merkliche Aenderung der Empfindung hervorzubringen; diese letztere beziehen wir daher sofort auf absolut verschiedene Gewichtszunahmen. Es ist klar, dass solche Associationen über die wirkliche Grösse der Empfindungen nichts entscheiden. Unter Voraussetzung der Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes für die Unterschiedsschwelle ist dann noch von BRENTANO[2]) und LANGER[3]) sowie auch von HERING[4]) geltend gemacht worden, dass eben merkliche Unterschiede der Empfindung nicht nothwendig gleich grosse Aenderungen seien, und dass daher durch die Versuche, auf die sich das Gesetz stützt, die wirkliche Beziehung zwischen Empfindung und Reiz nicht festgestellt werde. Wir haben schon oben (S. 332) bemerkt, dass dieser Einwand erweitert werden müsste, da, wie mindestens im Gebiet der Lichtempfindungen die Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen lehrt, das Gesetz überhaupt für gleich merkliche Abstufungen der Empfindung gilt. Nun haben wir aber bereits mehrfach hervorgehoben,

1) A. a. O. S. 22, 24. Eine kritische Beleuchtung der Streitpunkte zwischen FECHNER und HERING von seinem eigenen, weiter unten zu erörternden Standpunkte aus gibt DELBOEUF, Revue philosophique dirigée par TH. RIBOT, III, 1877, p. 225.
2) Psychologie auf empirischer Grundlage, S. 88.
3) Die Grundlagen der Psychophysik. Jena 1876, S. 14.
4) A. a. O. S. 18.

dass das Weber'sche Gesetz auf etwas anderes als auf unsere Schätzung der Empfindungen, d. h. eben auf die Bestimmung des Grades der Merklichkeit derselben, sich unmöglich beziehen kann, weil wir darüber, wie sich die Empfindungen unabhängig von unserer Apperception verhalten, überhaupt nichts auszusagen vermögen. Dieser Einwand trifft also namentlich die psychologische Deutung gar nicht, da dieselbe gerade für den Vorgang der vergleichenden Auffassung der Empfindungen das Weber'sche Gesetz in Anspruch nimmt. Aehnlich verhält es sich mit einem Einwand, welchen G. E. Müller [1]) gegen jede nicht-physiologische Deutung geltend gemacht hat. Derselbe besteht darin, dass eine so grosse Verschiedenheit der relativen Unterschiedsempfindlichkeit, wie sie für verschiedene Sinnesgebiete und zuweilen sogar für ein einziges, z. B. bei den Farbenempfindungen, gefunden wurde, zwar für die physiologische Auffassung aus der Verschiedenheit der einzelnen Sinnessubstanzen begreiflich werde, während man dagegen bei der psychophysischen Auffassung eine constante Unterschiedsempfindlichkeit erwarten müsste. Auch dieser Gesichtspunkt hätte eine Berechtigung, wenn es sich hier um eine Constante handelte, die sich etwa allgemein auf die Umwandlung des physischen in einen psychischen Vorgang bezöge. Für die psychologische Deutung ist dies aber nicht im mindesten der Fall. Sie lässt es vollkommen begreiflich erscheinen, dass unsere apperceptive Vergleichung nicht bloss von dem Zustand des Bewusstseins sondern auch von der Beschaffenheit der centralen Sinneserregungen abhängig ist. Insofern die psychologische eine physiologische Deutung nicht ausschliesst, würde die physische Grundlage dieses Unterschieds etwa darin gesucht werden können, dass die Erregbarkeit des Apperceptionsorgans gegenüber den verschiedenen Sinneseindrücken von variabler Grösse sei.

Auf der andern Seite sind zu Gunsten einer psychophysischen oder psychologischen Deutung des Weber'schen Gesetzes häufig noch die directen Ermittelungen über die Abhängigkeit der Muskelzuckungen von der Stärke momentaner Reize angeführt worden. Nach den Versuchen von Fick wachsen nämlich hierbei die Hubhöhen innerhalb ziemlich weiter Grenzen proportional den Reizstärken [2]). Nun wird allerdings hierbei die Grösse der Nervenerregung nicht direct gemessen; bei der Einfachheit der gefundenen Beziehung ist jedoch die Annahme unabweisbar, dass einerseits die Nervenerregung der Reizstärke und

1) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 246 f.

2) Fick, Untersuchungen über elektrische Reizung. Braunschweig 1869. Ein ähnliches Gesetz beherrscht, wie Kronecker gezeigt hat, den Verlauf der Ermüdung wenn der Nerv in gleich bleibenden Intervallen von maximalen Stromstössen constanter Stärke getroffen wird, so sinkt die Hubhöhe proportional der verflossenen Zeit (Monatsberichte der Berliner Akad. 1870, S. 634 Sitzungsber. der sächs. Ges. 1871, S. 718.) Nun folgt der Satz Kronecker's aus dem von Fick aufgestellten Gesetz, wenn man voraussetzt, dass die Erholung annähernd der Zeit proportional sei, und dass ein durch Abnahme der Reizbarkeit verursachtes Sinken der Hubhöhe durch ein der letzteren entsprechendes Wachsen der Reizstärke compensirt werden könne. Diese Voraussetzungen sind nun allerdings, wie G. E. Müller (a. a. O. S. 302) mit Recht bemerkt hat, nicht bewiesen, ihre Gültigkeit innerhalb gewisser Grenzen wird aber durch die Einfachheit der von Fick und Kronecker gefundenen Sätze in hohem Grade wahrscheinlich. Dass der von Preyer gemachte Versuch, für die Beziehung von Nervenerregung und Muskelzuckung ein dem Weber'schen analoges »myo-physisches Gesetz« aufzustellen, misslungen ist, hat Luchsinger hinreichend dargethan. Vgl. Preyer, Das myophysische Gesetz. Jena 1874. Luchsinger, Pflüger's Archiv, Bd. 8, S. 538.

anderseits die Muskelzuckung der Nervenerregung innerhalb gewisser Grenzen proportional gehe. Für die centralen Sinneserregungen ist aber hiermit noch nichts bewiesen, wenn auch anderseits aus den Verhältnissen der peripherischen Nervenreizung jedenfalls keinerlei Argumente für die physiologische Deutung entnommen werden können. Dieser Umstand hat desshalb einige Bedeutung, weil, wie oben bemerkt, in den allgemeinen Eigenschaften der centralen Nervensubstanz keine Anhaltspunkte gegeben sind, welche der Annahme einer innerhalb gewisser Grenzen bestehenden Proportionalität der centralen Sinneserregungen mit den Nervenerregungen einen Widerspruch entgegensetzen.

Die psychophysische Deutung Fechner's glaubte ich schon vor langer Zeit durch eine psychologische Auffassung des Weber'schen Gesetzes ersetzen zu müssen, da mir die Frage, ob der Ausdruck dieses Gesetzes auf irgend eine allgemeinere Erfahrung zurückgeführt werden könne, von entscheidendem Gewichte zu sein schien [1]. Eine solche Erfahrung ist nun in der durchgehends sich bestätigenden Relativität der psychischen Zustände gegeben. Verwandte Ansichten wurden von Delboeuf [2], Schneider [3] und Ueberhorst [4] geäussert. Wenn jedoch die beiden erstgenannten Autoren weiterhin annehmen, dass eine isolirte Empfindung, die nicht in irgend einem Contrast zu andern verwandten Empfindungen stehe, überhaupt nicht appercipirt werden könne, so dürfte doch dieser Vermuthung eine zureichende empirische Bestätigung nicht zur Seite stehen.

Oben wurde schon bemerkt, dass die psychologische Deutung sich vor den beiden andern auch dadurch empfiehlt, dass sie dem Princip des durchgängigen Parallelismus zwischen körperlichem und geistigem Geschehen am meisten gerecht wird, insofern ja keineswegs der künftige Nachweis einer physiologischen Grundlage der apperceptiven Processe ausgeschlossen ist. Bei unserer gegenwärtigen Unkenntniss der centralen Vorgänge sind in dieser Beziehung natürlich nur sehr unsichere Hypothesen möglich. In dem früher benutzten hypothetischen Schema Fig. 65 (S. 219) würden hier nur die Centren SC, HC, AC in Betracht kommen. Nehmen wir nun an, in einem Sinnescentrum SC wachse die Intensität der Erregung innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes proportional der Reizstärke, so wird eine Vergleichung von Empfindungen verschiedener Intensität a, b, $c \cdots$ erst möglich werden durch die auf den W[illegible]n la, lb, $lc \cdots$ zugeleiteten apperceptiven Erregungen, die letzteren werden aber ausgelöst durch Signalreize, welche auf centripetalen Bahnen x, y, $z \cdots$ dem Centrum AC zugeleitet werden [5]. Auch von den letzteren wollen wir voraussetzen, dass sie innerhalb der nämlichen Grenzen den Reizstärken proportional seien. Nun wird 1) eine Erregung a eine gewisse Stärke besitzen müssen, bis das zugehörige Signal x das Centrum AC zur Miterregung bringt und eine centrifugale Innervation la auslöst, oder,

1) Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, I. Leipzig 1863, S. 188 f.

2) Théorie générale de la sensibilité, p. 28. Bruxelles 1876.

3) Die Unterscheidung. Analyse, Entstehung und Entwicklung derselben. Zürich 1877, S. 8 f.

4) Die Entstehung der Gesichtswahrnehmung. Göttingen 1876, S. 6, 19.

5) Die Gründe für die Annahme getrennter centripetaler Bahnen liegen in den S. 220 u. f. erörterten Thatsachen. Für den gegenwärtigen Zweck würde es zureichend sein, die auslösenden Erregungen ebenfalls auf den Bahnen al, $bl \cdots$ zugeleitet zu denken.

psychologisch ausgedrückt, bis die Empfindung die Aufmerksamkeit erregt; diese Minimalgrösse der centralen Erregung entspricht dem psychologischen Antheil der Reizschwelle; 2) wird gemäss den später zu erörternden psychologischen Verhältnissen der Apperception die Voraussetzung gemacht werden können, dass jede in AC ausgelöste centrifugale Erregung nicht bloss von der Stärke der auslösenden Reize sondern auch von der Intensität der in AC angesammelten Erregungen abhängig ist. Letztere Annahme wird hier durch die psychologische Thatsache nahe gelegt, dass die Thätigkeit der Apperception stets eine eng begrenzte ist, so dass namentlich bei grosser Aufmerksamkeit nur sehr wenige Vorstellungen gleichzeitig erfasst werden können. Für die eigentlichen Sinnescentren haben wir keinen Grund eine solche Abhängigkeit zu vermuthen, da die Verhältnisse ihrer Erregung vielmehr denjenigen der peripherischen Sinnesflächen zu gleichen scheinen, namentlich insofern als den einzelnen Empfindungen von einander isolirte Erregungen centraler Elemente entsprechen, welche darum auch einen unmittelbaren wechselseitigen Einfluss nicht ausüben. Dagegen müssen wir in dem Apperceptionsorgan nothwendig eine innigere Verbindung der Elemente annehmen, wenn die Erscheinungen der Enge des Bewusstseins begreiflich werden sollen, und darum ist hier wohl die Hypothese nicht ungerechtfertigt, dass zwar die ausgelöste centrifugale Erregung proportional der Stärke des auslösenden Reizes wachse, dass sie aber zugleich der in dem Apperceptionsorgan schon vorhandenen Erregungsgrösse umgekehrt proportional sei. Bezeichnen wir die letztere Grösse mit R, ihre durch einen Signalreiz bewirkte Zunahme mit ΔR, so wird also die durch letztere erzeugte Zunahme ΔE der centrifugalen Erregung proportional $\frac{\Delta R}{R}$ sein. Dies ist aber eine Beziehung, welche, wie wir unten sehen werden, als der mathematische Ausdruck des Weber'schen Gesetzes betrachtet werden kann. Selbstverständlich sollen übrigens diese Bemerkungen nur andeuten, wie die psychologischen Verhältnisse der Apperception auch für die physiologischen Grundlagen dieselben Annahmen nahe legen, die mit dem Weber'schen Gesetze im Einklang stehen, während solche Annahmen, sobald man sie auf die peripherische oder centrale Nervenleitung im allgemeinen bezieht, gänzlich in der Luft stehen[1]).

f. Mathematischer Ausdruck des Beziehungsgesetzes.

Nachdem wir die Bedeutung des Weber'schen Gesetzes darin gefunden haben, dass dasselbe ein allgemeines Gesetz der Beziehung darstellt, wird die mathematische Formulirung, welche wir ihm geben, wesentlich nach dieser psychologischen Deutung sich richten müssen. Wir werden darum hierbei absehen können von den je nach dem Sinnesgebiet wechselnden Abweichungen von jenem Gesetze, die höchst wahrscheinlich in den veränderlichen physiologischen Bedingungen der Sinneserregung ihre

1) Hinsichtlich der näheren Darlegung der Apperceptionsvorgänge, auf welche oben nothwendig schon Bezug genommen werden musste, ist der vierte Abschnitt zu vergleichen.

Quelle haben. Als eine gleichfalls in dem Wesen der Apperception der Empfindungen begründete Erscheinung wird dagegen die Thatsache der Reizschwelle anzusehen sein, wenn auch auf die Grösse der Schwelle, sofern man sie nur für den äusseren Reiz nicht in Bezug auf die centrale Sinneserregung bestimmen kann, die Leitungsverhältnisse gleichzeitig von Einfluss sind. Um dem Gesetz seine psychologische Bedeutung zu wahren, können wir bei demselben die centralen Sinneserregungen selbst als die stattfindenden Reize ansehen und demnach diejenigen Reize, die zu schwach sind um eine centrale Sinneserregung auszulösen, ganz ausser Betracht lassen. Dann hat der Begriff der Reizschwelle die psychophysische Bedeutung, dass es Reize gibt, welche zwar centrale Sinneserregung und demzufolge Empfindung, nicht aber den centraleren Vorgang der Apperception auslösen, und die Reizschwelle entspricht derjenigen Erregungs- und Empfindungsgrösse, bei welcher die Empfindung aufgefasst werden kann. Die Reizschwelle in diesem Sinne, als untere Grenze der Apperception, ist, wie die Beobachtung lehrt, eine höchst veränderliche Grösse; sie kann nur durch einen möglichst unveränderlichen Zustand der Aufmerksamkeit annähernd constant erhalten werden. Tragen wir demgemäss die Merklichkeitsgrade der Empfindung auf eine Abscissenlinie auf, deren Ordinaten die zugehörigen Sinneserregungen bezeichnen, so wird einer Ordinate a von bestimmter Grösse, der Reizschwelle, der Nullpunkt der Abscissen entsprechen, und alle Werthe der letzteren, welche den wachsenden Ordinaten jenseits a zugehören, werden als positive, alle Werthe, welche den abnehmenden Ordinaten diesseits der Schwelle a zugehören, werden als negative bezeichnet werden können, wobei die negative Grösse selbstverständlich nicht einen Vorgang bezeichnet, der zu der positiv merklichen Empfindung in irgend einem conträren Gegensatz stände, wie etwa die Empfindung Kalt zur Empfindung Warm, sondern lediglich die Entfernung messen soll, in welcher eine Empfindung von der Grenze der Merklichkeit sich befindet. Da man sich von dieser Grenze nach zwei entgegengesetzten Richtungen entfernen kann, so hat die Anwendung der positiven und negativen Bezeichnung hier die nämliche Berechtigung wie für die Darstellung entgegengesetzter Richtungen im Raume, die von einem bestimmten Punkte aus gemessen werden sollen.

Hinsichtlich der positiven d. h. übermerklichen Empfindungswerthe sagt nun das Weber'sche Gesetz aus, dass bei ihnen die Grösse der relativen Unterschiedsempfindlichkeit in Bezug auf die zugehörigen Reizwerthe constant bleibt. Bezeichnen wir demnach den Zuwachs, der zu einem Reize R hinzukommen muss, um eine eben merkliche oder gleich merkliche Aenderung der Empfindung zu bewirken, mit ΔR, diese Aenderung selber mit k, so ist

$$k = C \frac{\Delta R}{R},$$

worin C eine constante Grösse bedeutet und k ebenfalls für die verschiedensten Werthe von R als constant vorausgesetzt werden muss. Denken wir uns, um das Gesetz geometrisch zu veranschaulichen, die verschiedenen Merklichkeitsstufen von der Grösse k auf eine Abscissenlinie aufgetragen, und auf dieser senkrechte Ordinaten errichtet, deren Grössen den zugehörigen Reizstärken proportional sind, so wird eine dem Reize R entsprechende Empfindung E als bestehend aus einer gewissen Anzahl n solcher Merklichkeitsgrade von der Grösse $k = \frac{E}{n}$ betrachtet werden können (Fig. 106). Bezeichnen wir die der Reizschwelle oder dem Werthe $E = 0$ entsprechende Reizordinate mit a, die darauf folgenden successiv den Abscissenwerthen k, $2k$, $3k$ . . . entsprechenden mit b, c, d . . ., so sagt nun das Beziehungsgesetz, dass gleichen Zuwüchsen k immer dasselbe Verhältniss der Ordinaten, zwischen denen jeder Theil k eingeschlossen ist, entspreche Es ist demnach $\frac{b}{a} = \frac{c}{b} = \frac{d}{c} \cdots$ ein constantes Verhältniss, und die auf einander folgenden Ordinaten bilden folgende Reihe:

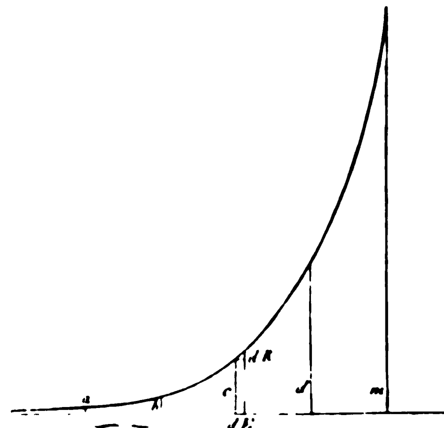


Fig. 106.

$$a, b, \frac{b^2}{a}, \frac{b^3}{a^2} \cdots \frac{b^n}{a^{n-1}},$$

worin a die Ordinate für den Abscissenwerth 0 und $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ dieselbe für den Abscissenwerth $nk = E$ ist, zu welcher die Reizordinate R gehört. Führt man in den Werth $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ der Ordinate R für n den Werth $\frac{E}{k}$ ein, so ergibt sich als allgemeine Beziehung zwischen den Abscissen und Ordinaten der Curve die Gleichung

$$R = a \cdot \left(\frac{b}{a}\right)^{\frac{E}{k}}$$

oder, wenn man die Reizschwelle $a = 1$ setzt,

$$R^k = b^E,$$

und hieraus die Beziehung

$$E = k \frac{\log.\ nat.\ R}{\log.\ nat.\ b}.$$

Da die Grösse b, ebenso wie a, constant ist, so lässt sich $\frac{R}{log.\ nat.\ b} = C$ setzen, wo C eine Constante bedeutet, und demnach dem Gesetze schliesslich die Form geben:

$$E = C\ log.\ nat.\ R,$$

oder in Worten: die Merklichkeit einer Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des Reizes. Hierbei ist zu beachten, dass der Einfachheit wegen als Einheit des Reizes die Grösse der Reizschwelle angenommen wurde; für $R = 1$ wird daher $E = 0$, d. h. die Empfindung erreicht ihren Grenzwerth zwischen dem Ueber- und Untermerklichen. Wird R kleiner als 1, so wird E negativ, da die Logarithmen von Bruchzahlen negative Werthe sind, und durch die Grösse dieser negativen Werthe wird nun die Entfernung der Empfindung von jener der Reizschwelle entsprechenden Grenze oder der Grad ihrer Untermerklichkeit gemessen, ähnlich wie durch die positiven Werthe der Grad ihrer Uebermerklichkeit.

Im Anschluss an die für das Weber'sche Gesetz aufgestellte Beziehung $k = C\frac{\Delta R}{R}$ lässt sich die zuletzt gegebene Formel noch auf anderem Wege ableiten. Setzen wir nämlich voraus, dass jene Beziehung auch für unendlich kleine Merklichkeitsgrade der Empfindung und für unendlich kleine Reizunterschiede gültig sei, so verwandelt sich k in die Differentialgrösse dE und ebenso ΔR in dR, und man gewinnt so die Differentialgleichung

$$dE = C\frac{dR}{R},$$

welche von Fechner als die psychophysische Fundamentalformel bezeichnet wurde. Diese ergibt durch eine einfache Integration die Gleichung:

$$E = C\ log.\ nat.\ R + A,$$

worin die Integrationsconstante A sich dadurch bestimmt, dass für den Schwellenwerth a des Reizes $E = 0$ wird, woraus folgt:

$$0 = C\ log.\ nat.\ a + A,$$
$$A = -C\ log.\ nat.\ a,$$

also, wenn man diesen Werth in die erste Gleichung einsetzt,

$$E = C\ (log.\ nat.\ R - log.\ nat.\ a),$$

oder, wenn man wie oben $a = 1$ setzt,

$$E = C\ log.\ nat.\ R.$$

Diese Gleichung ist von Fechner die psychophysische Massformel genannt worden.

Die logarithmische Linie (Fig. 106) stellt die Beziehung zwischen E und R so dar, dass durch die Curve das Wachsthum des Reizes versinnlicht wird, welches gleichen Zuwüchsen von E entspricht. Wählt man den umgekehrten

Weg, indem man das gleichen Zuwüchsen von R entsprechende Wachsthum von E durch eine Curve versinnlicht, so erhält man die in Fig. 107 dargestellte Linie, die bei einem Punkte a, der Reizschwelle, sich über die Abscissenlinie erhebt und bei einem Punkte m, der Reizhöhe, ihr Maximum erreicht. Links von a senkt sich die Curve unter die Abscissenlinie, um sich der Ordinatenaxe $y\,y'$ asymptotisch zu nähern. Die Beziehung zwischen dem Reiz und der Apperception der Empfindung stellt daher nach dieser Curve so sich dar, dass beim Reizwerthe null die Empfindung unendlich tief unter der Reizschwelle liegt, worauf mit wachsender Grösse des Reizes die Empfindungen allmälig endliche, aber immer noch negative, d. h. unmerkliche Werthe annehmen, um erst bei der Reizschwelle a null zu werden: sie treten jetzt über die Schwelle, gehen mit weiter wachsendem Reize in positive, d. h. merkliche Grössen über, bis endlich ein Grenzwerth m des Reizes erreicht wird, wo weitere endliche Zunahmen desselben keine merkliche Steigerung der Empfindung mehr bewirken. So führt diese graphische Versinnlichung von selbst darauf, dass die unter der Reizschwelle gelegenen Empfindungen als **negative** Grössen darzustellen sind, die um so mehr wachsen, je weiter sie sich von der Schwelle entfernen, bis dem Reize null eine unendlich grosse negative Empfindung entspricht, d. h. eine solche, die unmerklicher ist als jede andere. Dass auf der andern Seite nicht auch die Empfindung unendlich grosse positive Werthe erreicht, liegt nach dieser Voraussetzung nicht in dem Gesetz ihres Wachsthums sondern in den nämlichen physiologischen Bedingungen der Reizempfänglichkeit begründet, welche die oberen Abweichungen herbeiführen. Die Empfindung wächst nämlich zwar immer langsamer, aber wäre man im Stande die Nervenerregung in's unbegrenzte zu steigern, so würde auch die Merklichkeit der Empfindung in's unendliche wachsen. Immerhin liegt die Thatsache der Reizhöhe insofern auch schon in dem allgemeinen Gesetz angedeutet, als von einer gewissen Grenze m an jeder endlichen Steigerung des Reizes nur noch eine unendlich kleine Zunahme der Empfindung correspondirt.

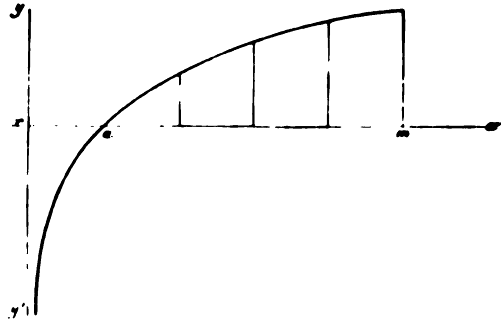


Fig. 107.

Ausser den oben erwähnten drei Fundamentalwerthen des Reizes, dem Null-, Schwellen- und Höhenwerth, lässt sich noch ein **vierter** aufstellen, welcher in der Form des Weber'schen Gesetzes seinen Grund hat und wahrscheinlich für gewisse Eigenthümlichkeiten der Empfindung von Wichtigkeit wird. Betrachten wir nämlich die in der Fundamentalformel gegebene allgemeinste Form unseres Gesetzes, so drückt dieselbe augenscheinlich nicht bloss aus, dass für den ganzen Empfindungsumfang jede unendlich kleine Aenderung der Empfindung proportional ist dem Verhältnisse $\frac{dR}{R}$, sondern auch dass, so lange sich die Reizgrösse R nicht merklich ändert, die unendlich kleine Empfindungsänderung dE der unendlich kleinen Reizänderung dR proportional bleibt. Mit

andern Worten: so lange der Reiz merklich constant ist, kann die Functionsbeziehung zwischen Empfindungs- und Reizänderung als eine lineare betrachtet werden, was in der graphischen Versinnlichung sich darin zu erkennen gibt, dass jedes kleinste Stück der Curven Fig. 106 oder Fig. 107 als Theil einer geraden Linie angesehen werden kann. Nun erkennt man aber sogleich, dass die Richtungsänderung im Verhältniss zur Steilheit des Ansteigens an verschiedenen Punkten eine sehr verschiedene Geschwindigkeit hat. Diejenige Stelle, welche die geringste relative Geschwindigkeit der Richtungsänderung zeigt, liegt offenbar in beiden Curven etwas nach rechts von a: hier kann das verhältnissmässig grösste Stück der Curve als eine gerade Linie betrachtet werden, welche, wenn man sie verlängert denkt, in nicht zu weiter Entfernung die Abscissenaxe schneidet. In diesem Theil der Curve kann also dR verhältnissmässig die grössten Werthe erreichen, ohne dass dE aufhört proportional zu wachsen. Die diesem ausgezeichneten Punkt entsprechende Reizgrösse nennen wir mit Fechner[1]) den Cardinalwerth des Reizes. Da bei a die Empfindung rascher, bei m aber langsamer wächst als der Reiz, so muss der den Cardinalwerthen entsprechende Punkt der Curve an der Grenze zwischen diesen beiden Verlaufsstücken liegen: denn die Grenze zwischen dem langsameren und dem schnelleren ist eben das proportionale Wachsthum. Man findet diesen Cardinalwerth, indem man durch Rechnung denjenigen Punkt der logarithmischen Curve bestimmt, für welchen das Verhältniss $\frac{E}{R}$ ein Maximum ist[2]). Auf diese Weise ergibt sich, dass der Cardinalwerth des Reizes $= e$, gleich der Grundzahl der natürlichen Logarithmen ist, wenn man den Schwellenwerth des Reizes $= 1$ setzt. Wenn also der Reiz das 2,7183.. fache seines Schwellenwerthes beträgt, so wächst die Empfindung der Reizstärke proportional. Wahrscheinlich hat der Cardinalwerth für die Verwerthung der Empfindungen zur Erkenntniss objectiver Eindrücke eine gewisse Bedeutung, da die Abstufung der äusseren Reize innerhalb derjenigen Grenzen, in denen die Empfindung dem Reize annähernd proportional bleibt, am genauesten aufgefasst werden muss.

Mehrfach ist in neuerer Zeit das oben aufgestellte logarithmische Grundgesetz bestritten worden, wobei jedoch die Verbesserungsvorschläge der Angreifenden selbst sehr weit aus einander gingen. Das Missverständniss, als wenn die Empfindung an und für sich, unabhängig von jeder apperceptiven Vergleichung, festgestellt werden sollte oder könnte, spielt hierbei wiederum eine grosse Rolle; wir haben, um dasselbe möglichst fern zu halten, oben die Beziehung zwischen R und E ausdrücklich als eine solche zwischen der Reizstärke und dem Merklichkeitsgrad der Empfindung bezeichnet. Uebrigens dürfte es wohl zulässig sein hierfür den kürzeren Ausdruck einer Beziehung zwischen Reiz und Empfindung beizubehalten, sofern man sich nur darüber verständigt, dass es für uns ein anderes psychisches Mass der Empfindung als das ihrer Merklichkeitsgrade schlechterdings nicht geben kann. Zwei Gesichtspunkte sind es nun, die hauptsächlich gegenüber der Fundamental- und Massformel zur Geltung gekommen sind: man bestreitet entweder 1) die theoretische Zulässig-

---

1) Elemente der Psychophysik, II, S. 49.

2) Nach bekannten Regeln der Differentialrechnung ist diese Bedingung dann erfüllt, wenn das entsprechende Differentialverhältniss $d\frac{E}{R}$ oder $d\frac{\log. R}{R} = 0$ ist.

keit negativer Empfindungsgrössen, oder man sucht 2) im Anschluss an die gegen das Weber'sche Gesetz geäusserten Bedenken eine Formel zu finden, welche der Erfahrung besser entspreche.

Gegen die negativen Empfindungen wendet man ein, ihre Einführung widerstreite dem berechtigten Gebrauch positiver und negativer Zahlen, welcher nur da vorhanden sei, wo zwei gleiche aber entgegengesetzte Grössen, $+a$ und $-a$, zusammen null geben. Dies sei bei den positiven und negativen Empfindungen nicht der Fall: eine übermerkliche Empfindung werde durch die Hinzunahme einer gleich weit von der Reizschwelle entfernten untermerklichen Empfindung nicht aufgehoben sondern im Gegentheil verstärkt[1]). Hierauf ist zu erwidern, dass vom gleichen Gesichtspunkte aus auch die Anwendung des Positiven und Negativen in der Geometrie bestritten werden müsste: eine positive Strecke wird durch die Hinzufügung einer gleich grossen negativen ebenfalls vergrössert. Nun hat aber die geometrische Anwendung nur darin ihre Grundlage, dass man sich die positive und negative Strecke durch Bewegungen von entgegengesetzter Richtung entstanden denkt: nur in dem Sinne dieser Anwendung kann daher auch hier der Satz gelten, dass $+a$ und $-a$ zusammen gleich null sind: d. h. nicht die Strecken als solche heben sich auf sondern die Bewegungen, durch die man sie entstanden denkt. Aehnlich dürfen wir nun selbstverständlich die algebraische Summirung im Gebiet der Empfindungen nur im selben Sinne zur Anwendung bringen, in welchem die Bezeichnungen $+$ und $-$ gebraucht worden sind; nicht den Empfindungen als solchen, noch weniger den ihnen entsprechenden Reizen galt aber diese Anwendung, sondern der **Entfernung von der Reizschwelle als der Grenze des Ueber- und Untermerklichen**. Zwei Empfindungen $+a$ und $-a$ sind darum allerdings ebenso wenig zusammen gleich null wie zwei gleich grosse gerade Linien von entgegengesetzter Richtung, wohl aber muss eine Empfindung $-a$ um ebenso viel wachsen, wie eine Empfindung $+a$ abnehmen muss, damit sie null werde, und jedes Wachsthum in der Richtung des Uebermerklichen kann durch eine gleich grosse entgegengesetzte Bewegung in der Richtung des Untermerklichen aufgehoben werden. Ebenso wenig hat man sich vor metaphysischen Gespenstern zu fürchten, wenn die dem Reize Null entsprechende Empfindung als negativ unendlich bezeichnet wird. Die Mathematik kennt keine absolute Unendlichkeit, sondern unendlich ist in einem gegebenen Fall stets diejenige Grösse, gegen welche jede andere in Betracht gezogene Grösse verschwindet. In diesem Sinne ist in dem gegenwärtigen Zusammenhang negativ unendlich eine Empfindung, welche von der Grenze der Merklichkeit weiter als jede Empfindung von messbarer Grösse entfernt ist. Es ist übrigens zu bemerken, dass in älterer Zeit auch in der Mathematik die Anwendungen der Begriffe des Negativen und des Unendlichen ähnlichen Bedenken begegnet sind.

Versuche empirische Formeln aufzustellen, welche eine grössere Uebereinstimmung mit der Erfahrung erzielen sollten, sind verschiedene gemacht worden. Von der Erwägung ausgehend, dass einerseits bei schwachen Erregungen namentlich beim Sehorgan subjective Reize sich geltend machen, und dass anderseits die Existenz der Reizhöhe ein Steigen der Empfindung über einen

1) Delboeuf, Étude psychoph. p. 17. Langer, Die Grundlagen der Psychophysik, S. 49. G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S 368. Vgl ausserdem hierzu Fechner, In Sachen der Psychophysik, S. 88 f.

rücksichtigte, indem er die Existenz contrastirender Empfindungen, wie Warm und Kalt, Hell und Dunkel, hypothetisch auf das Verhältniss des oscillatorischen äusseren Reizvorganges R_e zu dem ebenfalls als oscillatorisch gedachten Erregungsvorgange R_i zurückführte [1]). Dieses Verhältniss $\frac{R_e}{R_i}$ ist, wie er annimmt, bei der ersten Einwirkung des Reizes, wo die äussere Reizbewegung überwiegt, > 1, bei hergestelltem Gleichgewicht wird es $= 1$, und bei eintretender Ermüdung wird es < 1. Dem ersten dieser Fälle entspricht eine positive Empfindung (z. B. Weiss), dem dritten eine negative (Schwarz), dem zweiten die Empfindung Null. Demgemäss stellt DELBOEUF die Formel auf

$$E = C \frac{log.\ R_e}{log.\ R_i}.$$

Gegen diese Betrachtungsweise dürfte aber einzuwenden sein, dass die gesetzmässige Beziehung zwischen Sinneserregung und Empfindung zunächst für den Fall zu bestimmen ist, dass alle Bedingungen mit Ausnahme der Erregungsstärke möglichst constant bleiben, und dass es sich dann erst darum wird handeln können die besonderen Gesetze der Ermüdung in Rücksicht zu ziehen. Was ferner die letzteren betrifft, so scheint es bedenklich in Bezug auf dieselben Gesetze aufzustellen, die fast ganz auf theoretische Erwägungen gegründet sind, um so mehr als die letzteren Voraussetzungen einschliessen, die theils überhaupt zweifelhaft sind, wie die Annahme der oscillatorischen Erregungsprocesse und ihrer Ausgleichung mit den äusseren Reizen, theils nur in sehr beschränkten, für einzelne Sinnesgebiete gültigen Thatsachen ihre Stütze finden, wie die Annahme positiver und negativer Empfindungen.

Von weiteren Correcturen absehend haben endlich LANGER [2]) und G. E. MÜLLER [3]) vorgeschlagen, die Fundamentalformel in der Weise umzugestalten, dass sie für alle merklichen Empfindungen dem WEBER'schen Gesetze entspricht, dass aber die negativen Empfindungen verschwinden, also, wenn wir wieder die Reizschwelle zur Einheit nehmen, für $R = 1$ und $R < 1$ $E = 0$ wird. Dieser Bedingung kann natürlich genügt werden, aber die Formel, die man erhält [4]), ist so complicirt, dass sie selbst dann, wenn der Widerspruch gegen das negative Vorzeichen berechtigt wäre, schwerlich jemals zur Anwendung kommen würde.

Schliesslich seien hier noch einige Versuche der Deutung des WEBER-schen Gesetzes und der Fundamentalformel erwähnt, welche zu der oben gegebenen psychologischen Erklärung derselben theils im Gegensatz stehen, theils wenigstens von ihr abweichen. Eine physiologische Deutung des Gesetzes zu Grunde legend, entwickelte BERNSTEIN specielle Voraussetzungen über die Erregungsleitung in den Nervencentren, aus denen er die Fundamentalformel ableitete. BERNSTEIN, dem sich WARD anschliesst, vermuthet, dass die langsamere Steigerung der Empfindung mit wachsendem Reize in einem Widerstande ihren Grund habe, welcher sich der Fortpflanzung der Erregung entgegensetze, indem er sich dabei auf die Hemmungserscheinungen beruft, die von der cen-

1) DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité, p. 25.
2) Die Grundlagen der Psychophysik, S. 60 f.
3) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 373.
4) MÜLLER a. a. O. S. 374.

tralen Substanz ausgehen[1]. Um nun die logarithmische Function zu erklären, setzt er voraus 1) dass die Hemmung innerhalb der centralen Substanz proportional der Grösse des Reizes sei, 2) dass die Zahl der Ganglienzellen, welche von der Erregung ergriffen werde, ebenfalls proportional der Reizstärke zunehme, und 3) dass die Intensität einer Empfindung von der Menge der erregten Ganglienzellen abhänge. Diese Voraussetzungen sind aber ganz und gar willkürlich, und insbesondere hat die dritte derselben wohl nur eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit. Uebrigens führt die psychologische Deutung keineswegs, wie BERNSTEIN glaubt[2], »zu dem absurden Schlusse, dass wir für die natürlichen Logarithmen einen angeborenen Sinn haben«, vielmehr beruht diese Aeusserung auf einer gänzlichen Verkennung der Bedeutung mathematischer Formeln. Ungefähr mit demselben Rechte liesse sich gegen BERNSTEIN's eigene Erklärung geltend machen, sie beruhe auf der Voraussetzung, dass wir eine angeborene Kenntniss von der Zahl der Ganglienzellen in unserm Gehirn besitzen.

Eine Ableitung des Massgesetzes aus dem Princip der Zweckmässigkeit, welche übrigens mit jeder der drei allgemeineren Auffassungen desselben vereinbar ist, hat J. J. MÜLLER zu geben versucht[3]. Jenes Gesetz sagt aus, dass 1) der Empfindungsunterschied derselbe bleibt, wenn das Reizverhältniss constant erhalten wird, und dass 2) die Empfindung erst bei einem bestimmten endlichen Werth des Reizes, dem Schwellenwerthe, beginnt, wobei die Grösse des Schwellenwerthes offenbar durch die Erregbarkeit der nervösen Organe mitbestimmt wird. Nehmen wir nun an, es verändere sich die Empfindung dadurch, dass bloss der Reiz variirt wird, während die Erregbarkeit, also der Schwellenwerth S des Reizes, derselbe bleibt: dann werden die durch zwei Reize R und R' erzeugten Empfindungen E und E' ausgedrückt durch die Formeln $E = k \cdot log. \frac{R}{S}$ und $E = k \cdot log. \frac{R'}{S}$, also ist der Empfindungsunterschied

$$E - E' = k \cdot log. \frac{R}{S} - k \cdot log. \frac{R'}{S} = k \cdot log. \frac{R}{R'},$$

d. h. der Unterschied zweier Empfindungen ist bloss von dem Verhältniss der Reize, nicht von der Reizbarkeit der nervösen Organe abhängig, da der ihr reciproke Schwellenwerth in der Formel verschwindet. Nehmen wir dagegen an, der Empfindungsunterschied sei durch veränderte Reizbarkeit, also durch Veränderung des Schwellenwerthes verursacht, so wird

$$E - E' = k \cdot log. \frac{R}{S} - k \cdot log. \frac{R}{S'} = k \cdot log. \frac{S'}{S}.$$

Jetzt ist also der Empfindungsunterschied bloss von der veränderten Reizbarkeit, nicht von der Grösse des einwirkenden Reizes abhängig[4]. Dies bedeutet, dass einerseits unsere Schätzung der Reizgrössen mittelst der Empfindungen nicht von dem Zustande der Erregbarkeit beeinflusst wird, und dass anderseits

1) REICHERT's und DU BOIS REYMOND's Archiv 1868, S. 388. Untersuchungen über den Erregungsvorgang, S. 178. WARD, Mind Oct. 1876, p. 460.

2) REICHERT's und DU BOIS REYMOND's Archiv a. a. O. S. 392.

3) Berichte der sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1870, S. 328.

4) J. J. MÜLLER hat (a. a. O. S. 330 f.) eine andere weniger elementare Ableitung gegeben.

auch die Beurtheilung der Erregbarkeit nach der Empfindungsstärke nicht von der Grösse der Reize abhängig ist. Insofern man nun vom praktischen Gesichtspunkte aus die Empfindungen als Zeichen betrachten kann, mittelst deren wir entweder die Stärke der einwirkenden Reize oder den Zustand unserer empfindenden Organe erkennen, lässt sich diese Unabhängigkeit als ein praktischer Vorzug der durch die Massformel ausgedrückten Beziehung betrachten. Es ist jedoch zu bemerken, dass dieser praktische Nutzen nur so lange von Bedeutung sein kann, als uns sonstige Anlässe gegeben sind, aus denen wir in einem Fall eine variable Stärke der Empfindungen nur auf eine verschiedene Stärke der Reize beziehen, oder im andern Fall annehmen, dass die Reize unverändert geblieben seien und daher die Veränderung der Empfindung nur von Schwankungen der Reizbarkeit herrühren könne. Da wir nun bei der Schätzung unserer Empfindungen thatsächlich sehr häufig von solchen Voraussetzungen ausgehen und nicht selten auch aus bestimmten Gründen dazu berechtigt sind, so dürften die von G. E. Müller[1] gegen diese Betrachtung geltend gemachten Einwände nicht stichhaltig sein. Anderseits ist freilich zuzugestehen, dass teleologische Argumente überhaupt nicht von entscheidendem Werthe und dass sie von sehr dehnbarer Natur sind, wie der Umstand beweist, dass aus ganz ähnlichen Zweckrücksichten Hering eine einfache Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung verlangte.

Neuntes Capitel.

Qualität der Empfindung.

1. Empfindungen des Gefühlssinns.

Die Analyse der Empfindungen des Gefühlssinns begegnet hauptsächlich zwei Schwierigkeiten. Die erste besteht in der unbestimmten qualitativen Beschaffenheit vieler der Gemeinempfindungen, welche einen wesentlichen Bestandtheil dieses allgemeinen Sinnes bilden. Insbesondere die Organempfindungen leiden an dieser Unbestimmtheit, deren hauptsächlichster Grund darin liegen dürfte, dass diese Empfindungen unter normalen Verhältnissen zu schwach und unter abnormen zu stark sind. Alle Empfindungen werden aber am deutlichsten bei einer mittleren Intensität, am unvollkommensten in der Nähe der Reizschwelle und Reizhöhe unterschieden. Die zweite Schwierigkeit besteht darin, dass die meisten Gefühlsempfindungen wahrscheinlich von zusammengesetzter Beschaffenheit sind, ohne

1) A. a. O. S. 410.

dass wir jedoch sie in ihre Bestandtheile zu trennen vermögen. Auch dieses Hinderniss macht sich wieder vorzugsweise bei den Gemeinempfindungen geltend, und es entspringt hier aus dem Umstande, dass dieselben regelmässig in inneren Reizen ihre Quelle haben. Indem solche innere Reize unserer unmittelbaren Beobachtung unzugänglich sind, entziehen sie sich jeder willkürlichen Variation, und es wird meistens völlig unmöglich anzugeben, ob eine gegebene Empfindung aus mehreren von einander unabhängigen Reizungsvorgängen hervorgegangen sei. Alle diese Umstände machen es begreiflich, dass dasjenige Gebiet des Gefühlssinns, welches die Aufnahme äusserer Sinnesreize vermittelt, der Tastsinn, wie es unter diesem Einflusse eine den übrigen Organempfindungen vorauseilende Entwicklung erfahren hat, so auch einer psychologischen Analyse weitaus am meisten zugänglich ist.

Wir unterscheiden zwei Classen von Tastempfindungen: die Druck- und die Temperaturempfindungen. Zwar vermittelt das Tastorgan unter dem Einfluss äusserer Reize noch andere Empfindungen, wie z. B. die Kitzel- und Schmerzempfindung; da aber, wie wir sehen werden, diese Empfindungen stets durch Miterregung anderer sensibler Nerven über das Gebiet des Tastorgans sich ausbreiten, so wird es angemessener sein, dieselben einer besondern Gruppe complexer Gemeinempfindungen zuzurechnen, an welcher sich ausser andern dem Gebiet des Gefühlssinns zugehörigen Erregungen auch Tastempfindungen betheiligen. Zuweilen hat man neben den Druck- und Temperaturempfindungen noch eine Berührungsempfindung unterschieden und vorzugsweise in ihr die specifische Function des Tastorgans gesehen[1]. Für ihre Trennung von den Druckempfindungen lassen sich aber keine zureichenden Gründe geltend machen.

Die Druckempfindungen, welche die verschiedenen Theile der Hautoberfläche vermitteln, sind zwar in ihrer qualitativen Beschaffenheit einander ähnlich, aber sie gleichen sich keineswegs vollständig. Wenn wir z. B. auf die Rücken- und die Hohlfläche der Hand zwei einander objectiv völlig gleichende Druckreize einwirken lassen, so bemerken wir auch abgesehen von der Beziehung der Eindrücke auf verschiedene Stellen der Haut deutlich eine qualitative Verschiedenheit. Wir sind aber allerdings so sehr daran gewöhnt diese letztere mit der örtlichen Unterscheidung in Verbindung zu bringen, dass es besonderer Aufmerksamkeit bedarf, um sich dieselbe zum Bewusstsein zu bringen. Diese locale Färbung der Druckempfindung stuft sich, wie es scheint, stetig ab von einem Punkte zum andern, indem sie an den im Tasten vorzugsweise geübten

1) Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut. Leipzig 1853, und Zeitschr. f. rat. Medicin. N. F. Bd. 4, S. 260. Richet, Recherches expérimentales et cliniques sur la sensibilité. Paris 1877, p. 205, 216.

Theilen, wie an den Fingern oder Lippen, schneller sich verändert, an den minder geübten dagegen, wie Schenkeln oder Rücken, über grössere Flächen annähernd constant bleibt. An symmetrisch gelegenen Hautstellen beider Körperhälften lässt sich jedoch, falls nicht etwa auf einer Seite Narben, Hautschwielen oder andere abnorme Veränderungen eine Verschiedenheit bedingen, kein Unterschied in der Qualität der Druckempfindung nachweisen.

Lässt man auf ein und dasselbe Hautgebiet von constanter Empfindungsbeschaffenheit verschiedenartige Körper als Druckreize einwirken, so bemerkt man, auch wenn Begrenzung, Grösse und Gewicht sowie die Temperatur der drückenden Körper möglichst einander gleichen, dennoch je nach der Beschaffenheit ihrer Oberfläche qualitativ verschiedene Empfindungen. So unterscheiden wir namentlich glatte und rauhe, spitze und stumpfe, harte und weiche Eindrücke, wobei zwischen den durch diese Wörter bezeichneten Gegensätzen alle möglichen Uebergänge stattfinden können. Nicht minder erzeugt der Druck flüssiger Körper eine eigenthümliche Tastempfindung, die wieder einigermassen mit der Beschaffenheit der Flüssigkeit und namentlich je nachdem die Haut durch dieselbe benetzbar ist oder nicht variirt. Ebenso charakteristisch ist die Empfindung, welche der Widerstand der bewegten Luft hervorbringt, und wesentlich anders gestalten sich hier wieder der Effect eines Windstosses, die Erschütterung durch starke Schallvibrationen und die leise Druckempfindung, welche bei der Bewegung im Finstern durch die Reflexion der Luft an festen Gegenständen, denen wir uns nähern, entsteht. Druckempfindungen der letzteren Art können dem Blinden die Hindernisse verrathen, die sich ihm in den Weg stellen. Charakteristisch verschieden von allen Arten positiver Druckwirkung ist endlich jene Empfindung, welche dann entsteht, wenn wir eine Hautstelle einem negativen Druck aussetzen, indem wir sie etwa in Berührung mit einem luftverdünnten Raume bringen. In allen Fällen ist es übrigens Bedingung zum Zustandekommen einer Empfindung, dass der Druckreiz auf eine bestimmte Hautstelle beschränkt sei. Den Druck der Atmosphäre, der gleichförmig auf unsere ganze Hautoberfläche einwirkt, empfinden wir darum nicht; ja selbst einen Druck, dem ein einzelnes Glied unseres Körpers ausgesetzt wird, empfinden wir vorzugsweise an der Stelle, wo die comprimirte und die druckfreie Hautregion an einander grenzen. Bedient man sich zu diesem Versuch des Drucks von Flüssigkeiten, indem man z. B. einen Finger oder die Hand in ein Gefäss mit Quecksilber taucht, welches eine der Hautwärme gleiche Temperatur hat, so kann die auffallend stärkere Druckempfindung an der Begrenzungsstelle zum Theil auch durch die elastische Spannung der Flüssigkeiten an ihrer Oberfläche bedingt sein, eine Span-

nung, die namentlich bei flüssigen Metallen ziemlich beträchtlich ist[1]). Bei Flüssigkeiten von geringer Schwere, wie Oel oder Wasser, kann es leicht geschehen, dass überall ausgenommen an der Begrenzungsstelle die Druckempfindung unmerklich wird; dagegen unterscheidet man beim Eintauchen der Hand in Quecksilber deutlich die stärkere Empfindung an der Begrenzungsstelle von der schwächeren unterhalb derselben, welche letztere mit wachsender Tiefe zunimmt[2]).

Man könnte zweifelhaft sein, ob die oben unterschiedenen Druckempfindungen des Spitzen und Stumpfen, Weichen und Harten u. s. w. sowie der mannigfachen Widerstandsformen flüssiger und gasförmiger Körper wirklich als qualitativ verschiedene Empfindungen anzusehen seien, und ob es sich hier nicht vielmehr um eine und dieselbe Druckempfindung handle, die nur theils in ihrer Stärke, theils in ihrer räumlichen Vertheilung, theils in ihrem zeitlichen Verlaufe mannigfache Unterschiede darbiete. In der That ist ja nicht zu leugnen, dass z. B. der Unterschied einer glatten von einer rauhen Fläche auf der im einen Fall vollkommen stetigen, im andern Fall discontinuirlichen Ausbreitung des Eindrucks beruht, ebenso der Unterschied des Harten vom Weichen auf dem verschiedenen zeitlichen Verlauf, welchen die Druckempfindung darbietet. Gleichwohl ist nicht zu verkennen, dass wir jene verschiedenen Eindrücke in ähnlichem Sinne unmittelbar als qualitativ eigenthümliche auffassen wie zwei verschiedene Ton- oder Geschmacksempfindungen. Der wesentliche Unterschied beider Fälle besteht nur darin, dass wir den Tastempfindungen sofort auch eine Beziehung zur objectiven räumlichen und zeitlichen Beschaffenheit der Eindrücke beilegen, welche bei den andern Sinnesempfindungen entweder gänzlich mangelt oder sehr viel später sich einstellt. Aber ein Zustand des Bewusstseins, bei welchem auch die Tasteindrücke bloss als qualitativ verschiedene Empfindungen aufgefasst werden, ist nicht bloss denkbar sondern sogar äusserst wahrscheinlich. Das neugeborene Kind wird ein Kissen von einem Steine schwerlich anders unterscheiden als in der Form intensiv und qualitativ verschiedener Empfindungen. Eine unverkennbare Eigenthümlichkeit des Tastsinns liegt aber darin, dass sich bei ihm die qualitativen Unterschiede der Druckempfindung mit frühe entwickelten Vorstellungen über die räumliche und zeitliche Ordnung der Eindrücke verbinden. Seinen nahe liegenden Grund hat dieses Verhältniss offenbar in der relativ rohen Beschaffenheit der Tasteindrücke. Indem

---

1) Vgl. C. Marangoni in Wiedemann's Beiblättern zu den Annalen der Physik, III, 1879, S. 842.

2) Die Angabe von Meissner (Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. VII, S. 92), dass unter allen Umständen nur an der Grenzstelle Druckempfindung auftrete, kann ich nach meinen Beobachtungen nicht bestätigen.

diese eine unmittelbare Beziehung der Empfindungen auf die vorgestellte Ordnung der Eindrücke ermöglicht, geben uns zugleich die Qualitäten der Druckempfindung am unmittelbarsten Aufschluss über die allgemeinen physikalischen Eigenschaften der Körper. Diese Thatsache verführt dann leicht zu dem Irrthum, als wären jene Qualitäten selbst mit diesen Eigenschaften identisch, ein Irrthum, der in diesem Fall in unserm Bewusstsein tiefer Wurzel gefasst hat als bei den übrigen Sinnesempfindungen[1]).

Mit den Druckempfindungen verbinden sich Temperaturempfindungen, sobald sich die Temperatur der mit dem Tastorgan in Berührung kommenden Körper über oder unter jenem physiologischen Nullpunkt befindet, welcher durch Adaptation an eine bestimmte Eigentemperatur sich ausgebildet hat (vgl. S. 345). Wir unterscheiden nur zwei Qualitäten der Temperaturempfindung, die Wärme- und die Kälteempfindung. Jede dieser Qualitäten ist nur intensiver Veränderungen fähig, wobei die Wärmeempfindungen eine grössere Zahl von Gradabstufungen durchlaufen können als die Kälteempfindungen, wahrscheinlich weil die Einwirkung der Kälte rasch die Erregbarkeit abstumpft. Die intensiveren Temperaturempfindungen verbinden sich zugleich mit Schmerzempfindungen, und bei einer gewissen Grenze der Temperatureinwirkung verdrängen die letzteren völlig die eigentlichen Temperaturempfindungen. Sehr schwache Wärmeempfindungen können zuweilen mit minimalen Druckempfindungen verwechselt werden[2]). Da bei allen Reizen, die sich nahe bei der Schwelle befinden, ähnliche Erscheinungen vorkommen, so kann hieraus übrigens auf irgend eine qualitative Verwandtschaft der Empfindungen nicht geschlossen werden. Offenbar entspringt die Verwechslung erst aus der Auffassung der Empfindungen, und sie wird hier möglich, weil wir Druck- und Temperaturempfindungen auf das nämliche Sinnesorgan beziehen. Ehe wir die Art der Erregung unserer Haut mit Bestimmtheit zu unterscheiden vermögen, bildet sich schon die Vorstellung, dass irgend eine Erregung stattfinde.

Neben den Druck- und Temperaturempfindungen pflegt man in einem weiteren Sinne dem Gebiete des Tastsinns auch diejenigen Empfindungen zuzurechnen, welche sich mit den Bewegungen unserer willkürlichen Muskeln verbinden. In der Regel wirken bei der Thätigkeit der Tastorgane

1) Bezeichnend in letzterer Beziehung ist es, dass Locke den Druckempfindungen unter allen nur einem Sinn zugehörigen Empfindungen eine Ausnahmestellung anweist, indem er sie den von ihm sogenannten primären Qualitäten d. h. den Empfindungen von objectiv realer Bedeutung zurechnet. (Locke, Essays on human understanding, Bd. II, chap. VIII.)

2) Fick und Wunderli, Moleschott's Untersuchungen, VII, S. 393.

diese Bewegungsempfindungen mit den Druckempfindungen zusammen und tragen auf solche Weise wesentlich mit bei zu den Vorstellungen, die wir von der physischen Beschaffenheit der Körper uns bilden. Gleich den Druckempfindungen bieten auch sie gewisse Verschiedenheiten der Qualität dar, von denen jedoch manche sowohl vermöge ihrer Unbestimmtheit wie durch ihre starke Gefühlsbetonung den Gemeinempfindungen gleichen. Am deutlichsten ausgebildet unter diesen qualitativ verschiedenen Bewegungsempfindungen sind diejenigen, die sich auf Umfang und Energie der Bewegung beziehen; sie sind es, die in ihrer Verbindung mit den Druckempfindungen der Haut die Grundlagen unserer Bewegungsvorstellungen abgeben. Die Leistung eines Muskels wird bekanntlich gemessen durch das Product des gehobenen Gewichtes p in die Erhebungshöhe h. Unsere Bewegungsempfindung wächst nun nicht etwa in ihrer Intensität einfach diesem Producte $p \cdot h$ proportional, sondern wir unterscheiden deutlich die beiden Factoren desselben: dem Gewichte p entspricht die Kraftempfindung, der Erhebungshöhe h die Contractionsempfindung. Beide sind unabhängig von einander veränderlich. Nicht nur kann bei constant bleibendem Gewichte die Contractionsempfindung je nach dem Umfang der Zusammenziehung wechseln, sondern wir können auch eine isolirte Veränderung der Kraftempfindung hervorbringen, wenn wir bei gleich bleibendem Contractionszustande die Belastung eines Körpertheils wechseln lassen. Von beiden Empfindungsarten scheint wieder die Kraftempfindung die einfachsten Verhältnisse darzubieten, insofern sie in ihrer Qualität einförmiger, dafür aber einer sehr feinen intensiven Abstufung fähig ist. Die Contractionsempfindung dagegen dürfte stets aus einer Mehrheit qualitativ verschiedener Empfindungen bestehen, die sich theils simultan verbinden theils in einer bestimmten zeitlichen Folge an einander reihen. So bemerken wir deutlich, dass bei der Bewegung eines Gliedes, z. B. des Armes, die Orte der deutlichsten Empfindung im Verlauf der Contraction wechseln: im Anfang derselben wird etwa vorzugsweise im Handgelenk die Bewegung empfunden, und bei fortschreitender Contraction wandert die Stelle der intensivsten Empfindung allmälig nach dem Ellenbogen- und Schultergelenk. Daneben beobachtet man aber, dass noch zahlreiche andere Punkte zu- oder abnehmende Empfindungen vermitteln. Insofern nun hierbei jede locale Empfindung geringe qualitative Unterschiede darbietet, besteht offenbar die gesammte Contractionsempfindung aus einem sehr verwickelten Complex elementarer Empfindungen, deren jede bestimmte zeitliche Veränderungen in ihrer Intensität erfährt. Als die relativ einfacheren, immer aber selbst noch sehr zusammengesetzten Bestandtheile, aus denen eine dem Uebergang eines Theiles aus einer Stellung A in eine Stellung N entsprechende Contrac-

tionsempfindung resultirt, bleiben so die einzelnen Stellungsempfindungen A, B, C . . . übrig, mit deren jeder, wenn sie festgehalten wird, eine bestimmte Vorstellung über die räumliche Lage des betreffenden Körpertheils verbunden ist. Die Analyse aller dieser Empfindungen ist aber desshalb hauptsächlich so schwierig, weil wir uns gewöhnt haben dieselben auf ihre zusammengesetzten Effecte, die Bewegungszustände der Theile unseres Leibes zu beziehen. Indem jede elementare Empfindung in einem gegebenen Complex nur insofern für uns einen Werth besitzt, als sie sich an der Bildung der Bewegungsvorstellung betheiligt, haben wir die Fähigkeit verloren sie unabhängig von dieser Verwerthung aufzufassen, und wir vermögen daher höchstens einigermassen aus dem Verlauf derjenigen Empfindungen, die sich bei einer gegebenen Bewegung an einander reihen, auf jene elementareren Empfindungen, aus denen die gesammte Contractionsempfindung resultirt, Rückschlüsse zu machen. Eine weitere Schwierigkeit erwächst hierbei aus der innigen Verbindung, welche die Kraft- und die Contractionsempfindung unter einander eingehen. Vermögen wir auch die eine derselben bis zu einem gewissen Grade constant zu erhalten, während sich die andere verändert, so ist doch eine völlig isolirte Beobachtung beider unmöglich, da mit jeder Contractions- oder Lageempfindung irgend eine Kraftempfindung verbunden ist und umgekehrt. Ohne Zweifel ist diese Verbindung zugleich der Anlass zu einer nicht selten bemerklichen Vermengung beider bei ihrer Verwerthung zu Vorstellungen. Bei der Erhebung eines ungewöhnlich grossen Gewichts sind wir geneigt die Erhebungshöhe zu überschätzen. In noch höherem Masse beobachtet man solche Täuschungen in paretischen Zuständen, wo bei der Bewegung eines halb gelähmten Gliedes nicht nur die Empfindung einer ausserordentlichen Schwere desselben, also eine gesteigerte Kraftempfindung, vorhanden ist, sondern meistens zugleich der Umfang der Bewegungen mehr oder weniger erheblich überschätzt wird.

Wesentlich verschieden von diesen die Bewegungsvorstellungen constituirenden Empfindungen der Energie und des Umfangs der Bewegungen verhält sich die Ermüdungsempfindung der Muskeln, die in den verschiedensten Gradabstufungen vorkommen und schliesslich bis zum Muskelschmerze sich steigern kann. Dem Ermüdungsschmerz verwandt sind aus andern Anlässen, z. B. bei Verletzungen, bei rheumatischen Entzündungen, auftretende Muskelschmerzen. Alle diese Empfindungen gehören wegen ihrer bloss subjectiven Bedeutung zu den Gemeinempfindungen, und unter ihnen ist wieder die Ermüdungsempfindung von besonderer Wichtigkeit, indem von der Intensität, mit der sich dieselbe im Verhältniss zu ihren äusseren Anlässen geltend macht, unser allgemeines körperliches Befinden in erster Linie beeinflusst wird. Das Schwächegefühl der

Kranken und Altersschwachen ist wahrscheinlich zum grössern Theil Gefühl der Muskelermüdung.

Gegenüber so vielgestaltigen Empfindungen, welche an die Bewegung geknüpft sind, bald sie begleitend bald als ihre Nachwirkungen zurückbleibend, drängt sich beinahe von selbst die Vermuthung auf, es möchten wohl jene Empfindungen, die wir wegen ihres Gebundenseins an die Bewegungsorgane allesammt unter den Bewegungsempfindungen zusammenfassen, sehr verschiedene Quellen haben. Nichts desto weniger hat sich innerhalb der Physiologie, wohl aus einem in diesem Fall verfehlten Streben nach Einfachheit der Erklärungen, meistens die Tendenz geltend gemacht, alle Bewegungsempfindungen wo möglich aus *einer* Quelle abzuleiten. In dieser Absicht hat man sie entweder 1) auf *Druckempfindungen der Haut* zurückzuführen gesucht, oder man hat in ihnen 2) *specifische Muskelempfindungen* gesehen, welche, von sensibeln Apparaten und Nerven im Innern der Muskeln abhängig, gewissermassen als Empfindungen eines sechsten Sinnes, des Muskelsinnes, zu betrachten seien; endlich hat man 3) sie als *Innervationsempfindungen* bezeichnet, indem man annahm, dass sie lediglich von der centralen Innervation der Bewegungsorgane abhängig und daher nicht sowohl peripherischen als centralen Ursprungs seien. Es lässt sich leicht zeigen, dass jede dieser drei Hypothesen über den sogenannten Muskelsinn ungenügend ist, weil keine zureicht die Gesammtheit der Erscheinungen, die uns im Gebiet der Bewegungsempfindungen entgegentreten, zu erklären; es lässt sich aber auch weiterhin zeigen, dass jede dieser Hypothesen einen *Theil* der Wahrheit enthält, und dass wir daher die Bewegungsempfindungen, wie dies oben schon angedeutet wurde, als complexe Verschmelzungsproducte aus Empfindungen verschiedenen Ursprungs anzusehen haben.

Dass die Druckempfindungen der Haut einen wichtigen Bestandtheil der Bewegungsempfindungen bilden, wird durch die Störungen bewiesen, welche in Folge aufgehobener oder geminderter Empfindlichkeit der Haut in den Bewegungen eintreten. Das Symptomenbild der *Ataxie* wird vorzugsweise durch Störungen der Hautempfindlichkeit bei erhaltener Bewegungsfähigkeit hervorgerufen: man beobachtet es also bei Thieren, denen die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven durchschnitten wurden [1], bei Fröschen mit enthäuteten Beinen [2] und bei Menschen mit pathologischen Sensibilitätsstörungen [3]. Regelmässig beschränkt sich aber diese Ataxie in Folge von Hautanästhesie auf eine gewisse Unsicherheit in der Aus-

1) Schiff, Physiologie, S. 118.
2) Cl. Bernard, Leçons sur physiol. du syst. nerv. Paris 1858, p. 254.
3) Leyden, Virchow's Archiv, Bd. 47, S. 386 f.

führung der Bewegungen, ohne dass die zweckmässige Coordination der letzteren oder auch nur die richtige Anpassung an die erstrebten Zwecke ganz aufgehoben wäre. Darum lässt sich aus diesen Erscheinungen auch nur folgern, dass der Hautsensibilität ein gewisser Antheil an den Bewegungsempfindungen zukommt; ob und in welchem Umfange aber noch andere Elemente bei den letzteren betheiligt sind, bleibt unsicher. In der That sind darum diese Erscheinungen geradezu in entgegengesetztem Sinne verwerthet worden. Während Schiff dieselben benutzte, um alle Bewegungsvorstellungen aus Druckempfindungen abzuleiten, schlossen W. Arnold[1]), Cl. Bernard u. A. aus den verhältnissmässig gut geordneten Bewegungen enthäuteter Frösche auf die Existenz eines besonderen Muskelsinns. Keine dieser Folgerungen ist bindend; denn im ersten Fall fehlt jeder positive Nachweis, dass der Einfluss der Hautempfindungen wirklich der einzige ist, und im zweiten Fall bleibt, wie Ferrier[2]) mit Recht bemerkte, der Einwand möglich, dass die zweckmässig coordinirten Bewegungen nicht auf Empfindungen beruhen sondern durch die blosse Wirksamkeit der Reflexmechanismen des Rückenmarks zu Stande kommen, ähnlich wie ja auch noch enthirnte Thiere zweckmässig coordinirte bilaterale Bewegungen ausführen.

Dagegen liegt ein entscheidender Beweis für anderweitige Quellen der Bewegungsempfindung in den Beobachtungen über das Verhalten der letzteren beim Menschen. Schon der Umstand, dass wir, wie bereits E. H. Weber feststellte, durch die blosse Druckempfindung zwei Gewichte weniger fein zu unterscheiden vermögen als mittelst der hebenden Bewegung, weist hierauf hin[3]). Völlig bindend sind aber in dieser Beziehung die von Leyden und Bernhardt in Fällen von Hautanästhesie gesammelten Beobachtungen, nach welchen bei Beschränkung der Sensibilitätsstörung auf die Haut die Empfindlichkeit für das Heben von Gewichten in normaler Grösse fortbestehen kann[4]). Auch dieses Ergebniss ist nun aber zweideutig: es kann die Quelle jener von der Haut unabhängigen Bewegungsempfindung entweder in einer den Muskeln eigenthümlichen Sensibilität oder in einer die willkürliche Innervation der Muskeln begleitenden Empfindung centraler Art gesucht werden. Sowohl Leyden wie Bernhardt glaubten ihre Beobachtungen im letzteren Sinne deuten zu müssen, weil auch in solchen Fällen, wo die Muskeln atrophisch geworden waren und ihre elektrische Reizbarkeit verloren hatten, noch die Empfindungen für die Stellung und

---

1) Ueber die Verrichtungen der Wurzeln der Rückenmarksnerven. Heidelberg 1844, S. 107 f.
2) Functionen des Gehirns, S. 244.
3) Vgl. Cap. VIII, S. 342.
4) Leyden a. a. O. Bernhardt, Archiv f. Psychiatrie III, S. 618.

Bewegung der Glieder in einem gewissen Grade erhalten geblieben waren[1]. Zum selben Ergebniss kam BERNHARDT in Versuchen an Gesunden, in denen er die Unterschiedsempfindlichkeit für gehobene Gewichte bei willkürlicher und bei elektrischer Erregung der Muskeln verglich. Es zeigte sich, dass im ersteren Fall die Unterscheidung meistens etwas feiner war als im zweiten, doch übertraf sie auch hier noch die Druckempfindlichkeit der Haut[2]. Immerhin sind in diesen Thatsachen hinreichend entscheidende Beweisgründe für eine ausserhalb der Bewegungsorgane gelegene Quelle der Bewegungsempfindungen nicht enthalten; ja in dem Umstande, dass bei elektrischer Reizung der Muskeln ebenso wie bei passiven Bewegungen derselben eine die Empfindlichkeit des blossen Drucksinnes übertreffende Unterscheidung der Stellung der Glieder möglich ist, könnte man geradezu einen Beweis für die wesentliche Betheiligung peripherischer Muskelempfindungen erblicken[3]. Diese Erwägungen haben in den Beobachtungen und Versuchen von C. SACHS eine gewisse Stütze empfangen, nach welchen nicht mehr bezweifelt werden kann, dass sensible Fasern, die von den hintern Wurzeln der Rückenmarksnerven herstammen, in den Muskeln sich ausbreiten, ein Resultat, auf welches übrigens schon die Ermüdungsempfindungen hinweisen, die zweifellos in innern Zuständen der Muskeln ihren Grund haben. SACHS fand nicht nur, dass bei strychninisirten Fröschen durch Reizung der Muskeln Reflexkrämpfe ausgelöst werden können, sondern er vermochte auch nach Durchschneidung der hintern Wurzeln degenerirte Fasern in den Muskeln nachzuweisen[4]. Es ist nun zwar sehr leicht möglich, dass diese Fasern nicht in den eigentlichen Muskelbündeln sondern nur in den bindegewebigen Theilen des Muskels endigen; für die Frage des Muskelsinns ist aber dieser Umstand gleichgültig, da auch im zweiten Fall durch die Zusammenziehung Erregungen ausgelöst werden können. In ähnlichem Sinne wird selbst den von RAUBER in der Nähe der Gelenke aufgefundenen VATER'schen Körperchen möglicherweise eine Beziehung zum Muskelsinne zuzuschreiben sein, da eine Erregung dieser Tastapparate nicht bei den gewöhnlichen Druckreizen sondern immer erst bei activen oder passiven Bewegungen der Muskeln eintreten kann[5].

Die sicher nachgewiesene Existenz peripherisch ausgelöster Muskelempfindungen hat nun der Hypothese eines specifischen Muskelsinnes gegenüber andern Anschauungen zu einem gewissen Uebergewichte verholfen,

1) LEYDEN a. a. O. S. 330. BERNHARDT a. a. O. S. 632.
2) BERNHARDT a. a. O. S. 629 f.
3) FUNKE, HERMANN's Lehrb. der Physiol. III, 2. S. 368.
4) C. SACHS, Archiv für Anatomie und Physiol. 1874, S. 175, 491 u. 645.
5) RAUBER, VATER'sche Körper der Bänder- und Periostnerven und ihre Beziehung zum sogen. Muskelsinn. München 1865.

wobei man neben den eigentlichen Muskelempfindungen höchstens noch den Tastempfindungen der Haut eine gewisse unterstützende Bedeutung zugestand[1]. Dennoch gibt diese Hypothese über einen wichtigen Punkt keine zureichende Rechenschaft. Er besteht darin, dass unsere Bewegungsempfindungen durchaus nicht bloss von dem Contractionszustande unserer Muskeln sondern ausserdem wesentlich auch von der Energie der centralen Innervation abhängen, welche den Muskeln durch die motorischen Nerven zufliesst. So lange das normale Contractionsvermögen erhalten ist, entspricht die wirkliche Leistung der Muskeln durchaus jener centralen Energie, die wir als Willensimpuls empfinden, und es bleibt daher ungewiss, welchen Antheil der gesammten Bewegungsempfindung wir auf einen Reizungsvorgang im Muskel selbst, und welchen wir auf die Innervationsempfindung beziehen müssen. Anders ist dies in Zuständen vollständiger oder theilweiser Lähmung einzelner Muskeln. Der Paralytiker, der sein vollständig gelähmtes Bein aufzuheben sucht, hat eine sehr deutliche Empfindung seiner Kraftanstrengung; es fehlen ihm freilich alle jene Elemente der Bewegungsempfindung, die in der Contraction der Muskeln, in den Verschiebungen und dem Druck der Hauttheile ihre Quelle haben, und er gewinnt dadurch die Vorstellung, dass seine Kraftanstrengung erfolglos ist; aber hierin liegt doch kein Grund zu leugnen, dass er von dieser Kraftanstrengung eine Empfindung hat. Wo nun ferner die Bewegung nicht ganz aufgehoben ist, da führt das Missverhältniss zwischen der Kraftempfindung und der wirklich eingetretenen Bewegung zu eigenthümlichen Täuschungen, die vollständig gewissen oben schon angeführten normalen Täuschungen entsprechen, nur meistens viel augenfälliger sind und erst durch die Uebung allmälig ausgeglichen werden können. Der Paretiker täuscht sich über die Grösse seiner Schritte oder über die Richtung, in welcher er Arm und Hand bewegt, während ihm gleichzeitig das Glied in Folge der intensiven Kraftempfindung wie von einem Gewichte beschwert erscheint. Am belehrendsten gestalten sich diese Erscheinungen im Gebiete der Augenmuskeln wegen der auffallenden Localisationsstörungen, die sie hier im Gefolge haben. Ein Kranker mit Parese des äussern geraden Augenmuskels z. B., bei welchem dieser Muskel durch äusserste Kraftanstrengung noch eine laterale Drehung von 20° zu bewirken vermag, verlegt ein Object, das in der Wirklichkeit von der Medianebene um 20° abweicht, so weit nach aussen, wie es der äussersten Abductionsstellung des normalen Auges entsprechen würde, und aufgefordert das Object mit dem Zeigefinger der Hand zu berühren, zielt er weit an dem-

---

1) Vgl. Th. Ribot, Revue philos. Oct. 1879, p. 375. Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 268. Funke, Hermann's Handbuch der Physiol. III, 2, S. 368.

selben vorüber[1]). In allen diesen Fällen ist es augenscheinlich, dass bei der Bewegungsvorstellung Empfindungen mitwirken, die nicht von dem Contractionszustande der Muskeln sondern von dem Willensimpuls abhängig sind, welcher die Contraction herbeiführt, und die also selbst centralen Ursprunges sein müssen.

Lässt sich hiernach jede Bewegungsempfindung als eine Resultante aus Componenten von dreierlei Art betrachten, aus Druckempfindungen der Haut und der subcutanen Theile, aus Contractionsempfindungen der Muskeln und aus centralen Innervationsempfindungen, so entsteht nun aber weiterhin die Frage, ob und wie diese drei Bestandtheile von einander getrennt werden können. Schon aus den obigen Erörterungen geht hervor, dass unter normalen Verhältnissen eine vollständige Trennung derselben niemals möglich ist, weil hier die centrale Innervation sofort auch den veränderten Zustand der Muskeln herbeiführt. Aus den Erscheinungen bei gestörter Verbindung der Componenten dagegen scheint sich zu ergeben, dass die Innervationsempfindung wesentlich die Kraftempfindung constituirt, während die Contractionsempfindung aus den eigentlichen Muskelempfindungen und den Druckempfindungen der Haut hervorgeht. Da nun aber die Innervationsempfindung gleich andern centralen Empfindungen peripherisch, und zwar in den Muskeln, localisirt wird, so ist es begreiflich, dass auch die Kraftempfindung auf die Vorstellung des Umfangs der Bewegung einen gewissen Einfluss ausübt, wie wir solches insbesondere bei den durch den Zustand der Parese verursachten Täuschungen beobachten. Ueberdies ist es nicht unwahrscheinlich, dass alle Componenten der Bewegungsempfindung eine gewisse qualitative Aehnlichkeit mit einander besitzen, welche neben der fortdauernden Verbindung jener Componenten ihre Verschmelzung in unserm Bewusstsein begünstigen dürfte.

Die Annahme eines specifischen Muskelsinns wurde zuerst, wie es scheint, von Ch. Bell aufgestellt und dann hauptsächlich durch E. H. Weber ausgebildet, welcher denselben speciell als Kraftsinn bezeichnete und seine Unterscheidung von dem Tastsinn auf die feinere Empfindlichkeit für Gewichtsdifferenzen gründete[2]). Dem gegenüber hat jedoch schon J. Müller hervorgehoben, dass hierbei möglicherweise auch eine die centrale Innervation begleitende Empfindung betheiligt sein könne[3]). Eine wichtige Stütze fand diese Vermuthung in der

1) A. Graefe, in Graefe und Saemisch's Handbuch der Augenheilkunde, VI, 1. S. 18. Hinsichtlich der Bedeutung dieser Erscheinungen für die Entwicklung der Gesichtsvorstellungen vgl. Cap. XIII.

2) Ch. Bell, Physiologische und pathologische Untersuchungen des Nervensystems. Uebers. von Romberg. Berlin 1836, S. 185 f. E. H. Weber, Art. Tastsinn und Gemeingefühl, S. 582.

3) J. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen, II, S. 500.

Beobachtung der bei paralytischen und paretischen Zuständen eintretenden Täuschungen[1]. Sie schienen ebenso sehr gegen die ausschliesslich peripherische Quelle der Muskelempfindungen Zeugniss abzulegen, wie gegen die manchmal von philosophischer Seite[2] ausgesprochene Annahme, dass wir an und für sich ohne jede begleitende Empfindung ein Bewusstsein unserer Bewegungen besässen. Nicht selten wurde dabei freilich nebenbei das bedenkliche Argument angewandt, dass man aus dem fehlenden Nachweis sensibler Nerven in den Muskeln die Nichtexistenz eines eigentlichen Muskelsinnes erschloss[3]. So ist es begreiflich, dass man, als C. SACHS wirklich sensible Muskelnerven aufgefunden hatte, hieraus nun auf der andern Seite die Hinfälligkeit der Innervationsempfindungen folgerte, obgleich ein solcher Schluss offenbar unzulässig ist. In dem Bestreben die Bewegungsempfindungen möglichst auf eine einzige Quelle zurückzuführen übersah man ganz und gar die Möglichkeit, dass dieselben complexe Resultanten sein können, die sich aus verschiedenartigen Elementen zusammensetzen, eine Möglichkeit, die, wie ich glaube, bei einer unbefangenen Würdigung der Thatsachen zur Gewissheit wird. In der That sind die Versuche, von der einseitigen Theorie des Muskelsinns aus die oben geschilderten Störungen der Innervationsempfindungen zu erklären, nicht befriedigend ausgefallen. Wenn man z. B. die Täuschungen bei der Muskelparese daraus ableitet, dass »zur Erzeugung eines Muskelgefühls bestimmter Stärke eine stärkere Willensanstrengung erforderlich sei«[4], oder dass wir durch Association gewohnt seien »eine schwierige Bewegung mit einem grossen Widerstand in Verbindung zu bringen«[5], so führt man eigentlich die Innervationsempfindung unter einem andern Namen wiederum ein; denn wie sollen wir uns der Willensanstrengung anders bewusst werden als durch eine Empfindung, die an sie geknüpft ist? Ebenso fehlt es der Vermuthung, dass wir die Grösse der Bewegung nach der dazu gebrauchten Zeit schätzen und desshalb die in der Regel langsamere Bewegung eines paretischen Gliedes überschätzen[6], an jeder zureichenden Begründung. Unter normalen Bedingungen schätzen wir den Umfang einer Bewegung durchaus nicht nach der verbrauchten Zeit. Wir können eine und dieselbe Bewegung bald langsamer bald schneller ausführen, ohne uns über den Umfang derselben erheblich zu täuschen; es ist daher gar nicht einzusehen, warum nun bei Störungen des Muskelsinns plötzlich die Zeit der wesentlichste Factor sein soll für die Bildung unserer Vorstellungen. Wenn FERRIER weiterhin, gestützt auf eine Bemerkung von VULPIAN, die Empfindungen, welche die Willensanstrengungen paralytischer Kranker begleiten, aus den unwillkürlichen Mitbewegungen ungelähmter Theile ableitet, die besonders stark bei fruchtlosen Willensanstrengungen einzutreten pflegen[7], so ist zuzugeben, dass in solchen Mitbewegungen sicherlich ein Theil des Complexes von Empfin-

---

1) WUNDT, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung. Leipzig 1862, S. 400 f. Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, I, S. 222. A. BAIN, The senses and the intellect. 2. edit. London 1864, p. 92.

2) TRENDELENBURG, Logische Untersuchungen, 2. Aufl., I, S. 242. GEORGE, Lehrbuch der Psychologie. Berlin 1854, S. 231.

3) Vgl. z. B. BERNSTEIN, Untersuchungen über den Erregungsvorgang. Heidelberg 1871, S. 239.

4) FUNKE a. a. O. S. 372.

5) FERRIER, Functionen des Gehirns, S. 246.

6) FERRIER ebend. 7) FERRIER a. a. O. S. 247.

dungen seine Quelle hat; aber zur Erklärung der Täuschungen bei der Parese reichen diese Mitbewegungen nicht aus. Oder wie sollte sich bei einer Parese des Abducens die fehlerhafte Localisation aus einer Mitbewegung des normalen Auges erklären lassen? Abgesehen davon, dass nicht einzusehen ist, wie eine normale Bewegung zu einer solchen Täuschung Anlass geben soll, liegt der entscheidende Gegenbeweis darin, dass die Täuschung nur dann eintritt, wenn das normale Auge geschlossen bleibt, während sie nicht zu Stande kommt, so lange dasselbe geöffnet ist und bei der Richtungslocalisation mitwirken kann.

Zu den Tastempfindungen der Haut sowohl wie zu den Bewegungsempfindungen der Muskeln stehen die Gemeinempfindungen in der nächsten Beziehung. Wie diese Empfindungen von ihrer allgemeinen Verbreitung ihren Namen tragen, so können sie in allen einzelnen Sinnesorganen sich mit den speciellen Sinnesempfindungen verbinden und überdies in allen innern von sensibeln Nerven versorgten Organen entstehen.

Rechnen wir, der oben (S. 273) aufgestellten Begriffsbestimmung gemäss, zur Classe der Gemeinempfindungen alle diejenigen Empfindungen, die einen ausschliesslich subjectiven Charakter bewahren und dadurch wesentliche Bestandtheile des Gemeingefühls bilden, so gehört vor allem hierher eine Reihe von Tast- und Muskelempfindungen, welche zugleich den Vortheil gewähren schon bei mässiger Stärke deutlich wahrnehmbar zu sein und dadurch eine etwas genauere Untersuchung zu gestatten. Von Seiten des Tastorgans sind dahin zu rechnen das Kitzeln, Schaudern, Jucken, Kriebeln u. s. w. Jede dieser Empfindungen hat ihre eigenthümliche qualitative Beschaffenheit, wenn sich auch eine gewisse Verwandtschaft mit bestimmten Druck- oder Temperaturempfindungen nicht verkennen lässt. Immerhin dürfte diese Verwandtschaft hauptsächlich darauf beruhen, dass bestimmte Tastreize mit den Druck- und Temperaturempfindungen zugleich Gemeinempfindungen auslösen, der schwache Druck eines weichen Körpers z. B. die Kitzelempfindung, der Kältereiz die Schauderempfindung u. dergl. Dies weist uns schon darauf hin, dass die Gemeinempfindungen auch in solchen Fällen, wo sie in einem bestimmten Sinnesorgan zu entstehen scheinen, dennoch eine von den gewöhnlichen Sinnesempfindungen verschiedene Quelle haben. In der That bemerken wir, dass eine Empfindung immer dann zu dem Gemeingefühl in nähere Beziehung tritt, wenn sie von mehr oder weniger ausgebreiteten Mitempfindungen begleitet ist. So ist es ersichtlich, dass die Empfindungen des Kitzelns, Juckens, Ameisenlaufens u. s. w. wesentlich darauf beruhen, dass eine beschränkte meistens sehr schwache Tastempfindung sich bald über eine grössere Hautfläche ausbreitet, bald an ganz entlegenen Stellen ähnliche schwache Tastempfindungen hervorruft. Jede einzelne dieser Empfindungen würde als eine blosse Tastempfindung anzusprechen sein, sie alle zusammen constituiren aber eine Gemeinempfindung. Auch

von andern Sinnen, namentlich von dem Gehörssinne aus, können derartige Gemeinempfindungen des Tastorgans angeregt werden. So bewirken sägende und klirrende Geräusche oder der Anblick gewisser Hautverletzungen bei den meisten Menschen in geringem und bei manchen in heftigem Grade eine kriebelnde Hautempfindung, an der man ebenfalls deutlich eine successive Ausbreitung bemerken kann. In allen diesen Fällen sind zugleich Muskelempfindungen betheiligt; namentlich aber bilden diese einen wesentlichen Bestandtheil bei jenem Gefühl des Schauderns, welches plötzlichen Kälteeinwirkungen und nicht selten auch andern Sinneseinwirkungen zu folgen pflegt. Die Ausbreitung der Erregungen geschieht offenbar in allen diesen Fällen auf dem Weg des Reflexes, so dass die Gemeinempfindungen zu einem grossen Theil aus Reflexempfindungen bestehen, welche theils direct durch Uebertragung von sensiblen auf sensible Fasern theils indirect durch das Mittelglied von Reflexbewegungen, an welche dann Muskelempfindungen gebunden sind, zu Stande kommen [1]). Hieraus geht hervor, dass in den peripherischen Nervenverbreitungen nur die nächste Gelegenheitsursache, die eigentliche Quelle der Gemeinempfindungen aber in den Nervencentren gelegen ist, nach deren Zuständen daher auch erfahrungsgemäss das Verhalten dieser Empfindungen vorzugsweise sich richtet. Selbst die Ermüdungsempfindung der Muskeln zeigt diese Eigenschaft der Ausbreitung und charakterisirt sich dadurch als eine Gemeinempfindung: an der starken Ermüdung eines einzelnen Gliedes betheiligen sich die übrigen Muskeln des Körpers durch eine schwächere Empfindung von gleicher Beschaffenheit. Es ist wahrscheinlich, dass es sich hier sogar nur um eine peripherische Projection von Empfindungen handelt, deren eigentlicher Sitz ein centraler ist. Denn jene sympathische Ermüdung anderer Bewegungsorgane ist aus den Zuständen der Muskeln selbst in keiner Weise zu erklären, sie erklärt sich aber leicht, wenn man erwägt, dass an dem durch eine einzelne Muskelgruppe geleisteten Kraftverbrauch das Centralorgan mit seinem gesammten Kraftvorrath betheiligt ist. In dieser Beziehung reihen sich hier alle jene Gemeinempfindungen an, welche für die Regulation gewisser Lebensvorgänge von unerlässlicher Bedeutung sind: so die Hunger- und Durstempfindung, die Empfindung des Luftmangels von den mässigen Graden normalen Athembedürfnisses an bis zur intensivsten Athemnoth [2]). Alle diese Empfindungen sind nachweislich nur zum geringsten Theil von den peripherischen Organen abhängig, in welchen sie localisirt werden; sie sind aber gebunden an bestimmte Zustände der Blutmischung, von denen wir annehmen müssen,

1) Vgl. hierzu S. 165 Anm.
2) Vgl. mein Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 193, 411.

dass sie in den zugehörigen Nervencentren Erregungen auslösen, welche theils unwillkürliche Bewegungen theils Empfindungen und durch diese willkürliche Bewegungen hervorrufen, die zur Unterhaltung der betreffenden Functionen geeignet sind.

Eine hervorragende Classe der Gemeinempfindungen sind die Schmerzempfindungen. Jede Gemeinempfindung und jede gewöhnliche Sinnesempfindung wird, wenn sie eine bestimmte Stärke erreicht, zum Schmerze. Dieser zeigt daher ebenso viele qualitative Formen und Färbungen wie die Empfindung selbst. Es gibt schmerzhafte Tasteindrücke, Geräusche und Tastreize; ebenso zeigt der Schmerz der innern Organe locale Verschiedenheiten, die unter den Bezeichnungen brennend, stechend, reissend, bohrend u. dergl. in der Pathognomonik der Organe eine gewisse Rolle spielen. Anderseits besitzt aber freilich der Schmerz, von welchem Theil er auch ausgehen möge, einen übereinstimmenden Charakter, so dass selbst bei den eigentlichen Sinnesempfindungen die specifischen Unterschiede um so mehr sich ausgleichen, je mehr sie der Schmerzgrenze sich nähern. Es scheint daher, dass nicht sowohl die Schmerzempfindung selbst als ihre Intensität, ihre Ausbreitung und ihr zeitlicher Verlauf jene charakteristischen Unterschiede bedingen. So werden wir einen Schmerz stechend nennen, wenn er räumlich beschränkt ist und plötzlich eine grosse Intensität erreicht, brennend wenn er in gleichförmiger Stärke über eine grössere Fläche sich ausbreitet, reissend wenn er allmälig zu seinem Maximum anwächst, bohrend wenn er zwischen gewissen Grenzen der Intensität hin- und herschwankt. Diese Gleichartigkeit des Schmerzes weist schon darauf hin, dass er, wie alle Gemeinempfindungen, eine centrale Erscheinung ist, auf deren Verlauf und Ausbreitung nur die peripherischen Anlässe einen gewissen Einfluss besitzen.

Auch die weiteren Eigenthümlichkeiten der Schmerzempfindung erklären sich aus diesem centralen Sitz der Erregungen. Hierher gehört vor allem die Ausstrahlung der Empfindung in zahlreichen Mitempfindungen, die im allgemeinen mit der Stärke des Schmerzes zunimmt und das empfindende Subject vollständig über den Sitz des Schmerzes täuschen kann; ferner die langsame Entstehung und Leitung der Schmerzerregungen. Es ist bekannt, dass bei Verwundungen der Haut oder anderer sensibler Theile zuerst nur ein Tasteindruck empfunden wird, dem dann erst merklich später, allmälig wachsend und sich ausbreitend, die Schmerzempfindung nachfolgt. Noch deutlicher treten diese schon unter normalen Verhältnissen bemerkbaren Unterschiede bei gewissen Erkrankungen des Rückenmarks hervor, welche mit Erschwerungen der Leitung verbunden sind. Wenn man solchen Kranken Nadelstiche applicirt, so empfinden sie anscheinend momentan die Berührung, während der Schmerz erst

nach 1—2 Secunden percipirt wird[1]. Einen Grenzfall dieses Verhaltens bildet die nicht selten bei hysterischen Kranken und in hypnotischen Zuständen beobachtete Erscheinung, dass überhaupt nur die Tastempfindung entsteht, die Schmerzempfindung aber ausbleibt, ein Zustand, der ähnlich auch durch die anästhetischen Betäubungsmittel oder, wie früher erwähnt, bei Thieren auf vivisectorischem Wege durch die Trennung der grauen Rückenmarkssubstanz bei Erhaltung der weissen Markstränge herbeigeführt werden kann[2]. Unter diesen Umständen ist es begreiflich, dass die pathologische Beobachtung den Mangel der Schmerzempfindung geradezu als ein Symptom aufzufassen pflegt, das auf centrale Störungen schliessen lässt[3]. Zugleich wird hierdurch die allmälige Steigerung und Ausbreitung des Schmerzes, ohne dass doch der peripherische Reiz eine Veränderung erfährt, erklärlich. Diese Thatsache fügt sich vollständig den Erscheinungen der Summation der Erregungen und der Steigerung der Erregbarkeit, die wir früher kennen lernten[4]. Je mehr aber solche Erscheinungen auf allgemeinen Eigenschaften der centralen Substanz beruhen, um so weniger rechtfertigen sie die zuweilen aufgetauchte Annahme eines specifischen Schmerzcentrums[5]. Wie alle Sinneserregungen der Leitung zu den sensorischen Theilen der Hirnrinde bedürfen, wenn sie zu bewussten Empfindungen werden sollen, so wird dies freilich auch mit den Schmerzerregungen der Fall sein, aber es ist durchaus kein Grund dazu gegeben für den Schmerz etwa eine besondere centrale Sinnesfläche in Anspruch zu nehmen und so eine Art specifischer Sinnesqualität aus demselben zu machen. Vielmehr spricht die Erfahrung durchaus dafür, dass der Schmerz nur die heftigste Erregung irgend welcher sensorischer Theile bezeichnet, welche zugleich die umfangreichsten Miterregungen anderer Theile in Anspruch nimmt. Dass ebenso wenig ein zureichender Grund vorliegt, in den peripherischen Organen besondere, von den eigentlichen Sinnesnerven verschiedene Schmerzfasern vorauszusetzen, die ihre eigenen Leitungswege einschlagen und ihre besonderen Leitungsgesetze besitzen, wurde an einer andern Stelle bereits erörtert[6]. Alle diese Anschauungen sind nicht sowohl durch die Erfahrung entstanden als aus dem Princip der specifischen Energie entwickelt, und sie werden daher hinfällig, sobald man dieses Princip in der einseitigen Fassung aufgibt, in der es so lange Zeit die Sinneslehre beherrschte.

---

1) Ostroff, Die Verlangsamung der Schmerzempfindung bei Tabes dorsalis. Diss. Erlangen 1874.
2) Vgl. oben S. 110.
3) Richet, Recherches sur la sensibilité, p. 284.
4) S. Cap. VI, S. 259. 5) Richet a. a. O. S. 296.
6) Cap. IV, S. 109 f.

2. Geschmacks- und Geruchsempfindungen.

An einer für psychologische Zwecke zureichenden Untersuchung der Empfindungen der beiden niederen chemischen Sinne fehlt es noch so sehr, dass nicht einmal die Frage, welche bestimmter unterscheidbaren Qualitäten hier einander gegenüber stehen, und inwiefern einzelne derselben unter einander verwandt sind, sich beantworten lässt. Dazu kommt, dass die Geschmacksempfindungen immer, die Geruchsempfindungen wenigstens zuweilen sich mit Erregungen der Tastnerven der Zunge und der Nasenschleimhaut zu festen Complexen verbinden, so dass bei gewissen Empfindungen es fast unmöglich ist, denjenigen Antheil, welcher als reine Geschmacks- oder Geruchsqualität betrachtet werden muss, zu isoliren.

Mit einiger Sicherheit können sechs Geschmacksqualitäten, nämlich sauer, süss, bitter, salzig, alkalisch und metallisch, unterschieden werden [1]). Mischungen dieser Empfindungen kommen in der mannigfaltigsten Weise vor; dagegen scheinen Variationen der einzelnen Empfindungsqualitäten, also verschiedene Nüancen des sauer, süss u. s. w., zu fehlen, denn man ist nicht im Stande verschiedene Säuren, süsse Stoffe, Bitterstoffe u. dergl. zu unterscheiden, sofern nicht charakteristische Mischungen mit andern Geschmäcken oder auch mit Geruchsempfindungen hinzukommen. So unterscheiden wir z. B. die Salze der schweren von denen der leichten Metalle durch die Verbindung des metallischen mit dem salzigen Geschmack oder manche organische Säuren durch ihren Geruch. Durch die Verbindung mit charakteristischen Gefühlsempfindungen sind vorzugsweise ausgezeichnet der saure, alkalische, salzige und bittere Geschmack. Die Säuren bewirken die Empfindung des Adstringirenden, welche, durch die Reizung der Schleimhaut, der submucösen Muskelschichte und der kleinen Gefässmuskeln veranlasst, wahrscheinlich zu einem grossen Theil Muskelempfindung ist. Die Alkalien erzeugen in Folge der schnellen Auflösung der oberflächlichen Epithelschichte eine eigenthümliche Empfindung des Weichen, die übrigens aus dem gleichen Grunde auch bei concentrirten organischen Säuren neben der adstringirenden

1) M. v. Vintschgau (Pflüger's Archiv, Bd. 20, S. 225 f., Hermann's Lehrbuch III, 2. S. 208) erkennt nur sauer, süss, bitter und salzig, Valentin (Lehrbuch der Physiol. 2. Aufl., II, S. 293) sogar nur süss und bitter als besondere Qualitäten an. Aber die für solche Beschränkung beigebrachten Gründe dürften kaum stichhaltig sein. Wenn v. Vintschgau angibt, dass er mit der Zungenspitze nur jene vier Geschmäcke unterscheiden konnte, so kommt in Betracht, dass die Zungenspitze überhaupt gegen Geschmackseindrücke weniger empfindlich ist als die hinteren Theile der Zunge. Darin aber, dass die Eindrücke des sauren und salzigen zugleich sensible Erregungen, bei starken Reizen sogar Schmerzerregungen verursachen, liegt doch kein Grund ihnen mit Valentin die Qualität der Geschmacksempfindung abzusprechen. Als eine Mischung anderer Empfindungen wird überhaupt eine bestimmte Qualität nur dann anerkannt werden dürfen, wenn die Componenten in der Mischung zu unterscheiden sind.

Empfindung vorkommen kann. Im Gegensatze zu dieser mehr directen Wirkung auf die betroffenen Gewebe, welche die Säuren und Alkalien ausüben, scheinen Salze und Bitterstoffe, wenn sie in concentrirterer Form zur Anwendung kommen, hauptsächlich reflectorische Bewegungen der Schlingmuskeln und begleitende Muskelempfindungen hervorzurufen. Die Empfindung des Ekels ist eine Gemeinempfindung, welche auch auf andere Weise entstehen kann, vorzugsweise aber an intensive bittere und salzige Geschmackseindrücke gebunden ist. So weit er nicht in diesen Geschmacksempfindungen selbst besteht, ist der Ekel wahrscheinlich eine Muskelempfindung, deren Ausbreitung und Verlauf durch die antiperistaltischen Bewegungen der Schlingmuskeln, des Oesophagus und Magens bestimmt wird[1]. Wie bei allen Gemeinempfindungen, so können aber auch hier reflectorische Uebertragungen auf andere Theile und in Folge dessen Mitempfindungen verschiedenen Grades stattfinden: hierher gehören die Haut- und Muskelempfindungen, welche durch die Contraction der Blutgefässe des Antlitzes sowie durch die Erregung der Schweisssecretion hervorgerufen werden, die Empfindungen allgemeiner Muskelschwäche, welche die bei hohen Graden des Ekels stattfindende reflectorische Hemmung der Muskelspannungen begleitet. Als eine bei allen sehr starken Geschmacksreizen, also in gewissem Grad auch bei süssen und metallischen, hauptsächlich aber bei den vier übrigen vorkommende Begleitung von Seiten des Gefühlssinns ist endlich eine stechende Empfindung zu erwähnen, welche unmittelbar die locale Einwirkung auf die Schmeck- und Tastfläche begleitet, und welche sich je nach der Beschaffenheit des Reizes zu einer mehr oder weniger starken Schmerzempfindung steigern kann. Wir haben in dieser Empfindung ohne Zweifel das allgemeinste Reizsymptom zu erblicken, welches von der chemischen Einwirkung auf die sensibeln Nerven herrührt.

Eine äussere Erregung von Geschmacksempfindungen auf anderem Weg als durch chemische Reizung der Endorgane der Geschmacksnerven ist nicht nachgewiesen. Die zuweilen aufgetauchte Behauptung, dass mechanischer Druck auf die Zunge saure oder bittere Geschmacksempfindungen hervorbringe[2], beruht wahrscheinlich auf einer subjectiven Täuschung, welche durch die Association mit bestimmten Gefühlsempfindungen entstanden ist. Wenn man z. B. durch Druck auf die Zungenwurzel Würgbewegungen und Ekelempfindung erzeugt, so kann sich damit die Empfindung des Bittern, als des vorzugsweise ekelerregenden Geschmacks, leicht associiren. Der elektrische Strom bringt zwar Geschmacksempfindungen

1) A. Stich, Annalen des Charité-Krankenhauses in Berlin. VIII. 1858, S. 22 f.
2) Vgl. Vintschgau, Hermann's Physiologie, III, 1. S. 19

hervor, welche am negativen Pol allgemein als sauer, am positiven bald als alkalisch bald als metallisch oder selbst bitter angegeben werden; aber der Beweis ist nicht geliefert, dass hierbei eine von der Ausscheidung elektrolytischer Zersetzungsproducte unabhängige Geschmackserregung stattfinde. Auch der Umstand, dass die Empfindung selbst unter Umständen nicht fehlt, unter welchen auf der Oberfläche der Zunge solche Zersetzungsproducte nicht nachzuweisen sind[1]), ist hier nicht massgebend, da möglicherweise die Ausscheidung der Elektrolyten im Innern der Geschmacksorgane die chemische Reizung bewirken kann. Zu einer Annahme specifisch verschiedener Perceptions- und Leitungswege für die verschiedenen Geschmacksempfindungen, wie sie der Lehre von der specifischen Energie der Nerven zu Liebe des öfteren ausgesprochen wurde, ist endlich in den physiologischen Erfahrungen gar kein Anlass gegeben, da an den für Geschmäcke empfindlichsten Theilen der Zunge, wie in der Gegend der umwallten Papillen, in kleinstem Raume die verschiedenen Geschmacksqualitäten deutlich unterschieden werden. Anderseits steht dagegen der nahe liegenden Voraussetzung, dass die verschiedenen Arten der Geschmacksstoffe verschiedene Formen der Erregung in den nämlichen Sinnesapparaten hrevorbringen, nicht die geringste Schwierigkeit im Wege.

Noch mangelhafter als unsere Kenntniss der Qualitäten der Geschmacksempfindung ist diejenige der Geruchsempfindung. Die Zahl wohl unterscheidbarer Empfindungen scheint hier ungleich grösser zu sein als beim Geschmackssinn, und doch sind wir ebenso wenig im Stande die einzelnen Qualitäten in bestimmte Beziehungen zu einander zu bringen. So kommt es denn, dass wir nicht für eine einzige Geruchsempfindung einen selbständigen Ausdruck in der Sprache besitzen, sondern überall genöthigt sind die Gerüche nach den Substanzen zu nennen, von denen sie herrühren. Solche Substanzen sind nun stets Gase oder Dämpfe. Feste oder flüssige Substanzen riechen nur, insofern sie verdampfbar sind, und die Stärke der Geruchsempfindung richtet sich dann theils nach der eigenthümlichen Wirkungsfähigkeit der Stoffe auf das Geruchsepithel theils nach der Grösse ihrer Verdampfbarkeit. Bei den intensivsten Riechstoffen, den Aethern und ätherischen Oelen, den aromatischen Substanzen, Campherarten, verbinden sich diese beiden Eigenschaften. Absolut geruchlos sind aber unter allen Gasen und Dämpfen vielleicht nur die atmosphärische Luft und ihre Bestandtheile. Der Wasserdampf z. B., der in geringen Mengen nicht riecht, bewirkt in grösseren eine deutliche Geruchsempfin-

1) Rosenthal, Archiv für Anatomie u. Physiologie 1860, S. 217. Vgl. ausserdem du Bois Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, I, S. 339, und v. Vintschgau, Pflüger's Archiv, Bd. 20, S. 81.

dung. Anderseits werden die heftigsten Geruchsreize nicht empfunden, wenn sie nicht in gas- oder dampfförmiger sondern in flüssiger Form mit der Nasenschleimhaut in Berührung kommen [1]).

An eine Classification der Geruchsqualitäten ist bei unserer mangelhaften Kenntniss ihrer wechselseitigen Beziehungen nicht zu denken. Man kann höchstens versuchen die riechenden Substanzen nach der Aehnlichkeit der Gerüche, die sie erzeugen, in gewisse Classen zu bringen [2]). Hierbei ergibt sich denn im allgemeinen, dass chemisch verwandte Stoffe auch ähnliche Gerüche hervorbringen. Die auffallendsten Ausnahmen, welche dieser Satz erleidet, sind wahrscheinlich immer entweder durch Vermischung der Geruchs- mit Geschmacksempfindungen oder mit Reizungen der sensibeln Tastnerven der Nasenschleimhaut verursacht. So ist zweifellos von dem süsslich-fauligen Geruch des Schwefelwasserstoffs nur das Faulige als Geruch, das Süssliche aber als Geschmacksempfindung anzusehen. Ferner wird überall, wo wir die Bezeichnung stechend für einen Geruch gebrauchen, die Vermengung mit einer Empfindung der Tastnerven anzunehmen sein; alle stechenden Gerüche scheinen uns aber als solche verwandt, wie z. B. der Geruch des Ammoniak und der Kohlensäure. In solchen Fällen kann sich die eigentliche Geruchsempfindung sehr verschieden verhalten, sie wird jedoch, namentlich wenn sie schwach ist, durch die begleitende Gefühlsempfindung, die sich zuweilen bis zum Schmerze steigern kann, zurückgedrängt. So ist schon der Geruch des Ammoniak in vorwaltendem Masse Gefühlsempfindung, und die begleitende Geruchsempfindung scheint derjenigen der übrigen kaustischen Alkalien sehr ähnlich zu sein; bei der Kohlensäure verschwindet der Geruch sogar völlig hinter der Einwirkung auf die Gefühlsnerven. Diese letztere ist es auch, welche je nach ihrer Intensität in verschiedenem Grade die Reflexbewegung des Niesens auslöst, wodurch sich dann noch eine Muskelempfindung mit den übrigen Elementen complicirt. Die eigentlichen Geruchseindrücke scheinen diesen Reflex niemals hervorzubringen, denn man findet ihn nur, wo jener sogenannte stechende Geruch vorhanden ist.

Geschmack und Geruch werden hiernach als unentwickelte Sinne bezeichnet werden können, insofern bei beiden die unterscheidbaren Qualitäten nur unvollkommen in wechselseitige Beziehungen zu bringen sind und überdies Vermengungen dieser Empfindungsarten unter einander und mit den Gefühlsempfindungen fortwährend stattfinden. Jeder dieser Sinne bietet uns eine nicht fest bestimmbare Zahl eigenthümlicher Empfindungs-

1) E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, S. 499. Vgl. auch v. Vintschgau, Hermann's Physiologie, III, 2. S. 257 f.

2) Fröhlich, Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl. 1851, VI, S. 322.

qualitäten dar, über deren Relationen wir kaum etwas wissen, welche wir aber die mannigfaltigsten Verbindungen mit einander eingehen sehen. Eine ähnliche Unvollkommenheit ist uns schon bei den Gefühlsempfindungen begegnet; doch wird dieselbe bei den Tastempfindungen desshalb minder bemerklich, weil hier die qualitativ unsicheren Unterschiede sofort in bestimmte Vorstellungen über die räumlichen und zeitlichen Verhältnisse der Eindrücke sich umsetzen. Wollten wir uns diese Empfindungssysteme, ähnlich wie es später mit den Ton- und Lichtempfindungen geschehen wird, geometrisch versinnlichen, so würden die einzelnen selbständigen Qualitäten als von einander getrennte Raumelemente darzustellen sein, die gegenseitige Lage dieser Elemente würde aber im allgemeinen unbestimmbar bleiben. In solchen Fällen, wo zwei Empfindungen in allen möglichen Verhältnissen mischbar sind, würde die Gesammtheit der Mischempfindungen durch eine die ursprünglichen Raumelemente verbindende Gerade darzustellen sein, auch die Lage dieser Geraden bliebe aber wegen der mangelnden Beziehung zu andern einfachen Empfindungsqualitäten unbestimmbar. Demnach bilden in jedem dieser Empfindungssysteme diejenigen Grundempfindungen, die nicht auf Mischungen zurückgeführt werden können, eine discrete Mannigfaltigkeit von unbekannter Anordnung, zwischen deren Elementen aber alle möglichen stetigen Uebergänge, den beliebig zu variirenden Mischempfindungen entsprechend, vorkommen können.

3. Schallempfindungen.

Die periodischen Bewegungen der Luft, welche sich im Gehörorgan in Reizbewegungen umsetzen, nennen wir im allgemeinen Schall. Wie alle periodischen Bewegungen, so können auch diese in regelmässigen oder in unregelmässigen Perioden vor sich gehen. Bei der regelmässig periodischen Schallbewegung befindet sich die Luft in Schwingungen, deren während einer gegebenen Zeit immer gleich viele von gleicher Form auf einander folgen; bei der unregelmässig periodischen Schallbewegung können die einzelnen Schwingungen in Dauer und Form beliebig verschieden sein. Man kann sich nun aber alle, auch die unregelmässig periodischen Schwingungen der Luft aus regelmässig periodischen zusammengesetzt denken. Dies lässt sich am leichtesten durch unmittelbare Zusammenfügung einer Anzahl regelmässig periodischer Wellenzüge zeigen, welche beliebig neben einander herlaufen. Sind die Excursionen der oscillirenden Lufttheilchen nicht zu gross, was bei den Schallschwingungen im allgemeinen vorausgesetzt werden darf, so erhält man die resultirende Bewegung, die aus der Interferenz mehrerer Schwingungen hervorgeht, wenn man die Ex-

cursionen, welche die einzelnen Wellenzüge für sich zu Stande bringen würden, einfach addirt. Auf diese Weise ist in Fig. 108 durch Addition der punktirten und der unterbrochenen Curve die ausgezogene Wellenlinie erhalten worden: die letztere hat eine unregelmässig periodische Form, während jede der beiden ersten eine regelmässig periodische Bewegung darstellt. Da der Schall in der Form rasch auf einander folgender Verdichtungen und Verdünnungen durch die Luft fortschreitet, so ist die so gewonnene Construction natürlich nur ein Bild: man hat sich an Stelle der Wellenberge verdichtete, an Stelle der Wellenthäler verdünnte Schichten der Luft vorzustellen und überdies zu erwägen, dass jede solche Verdichtungs- und Verdünnungswelle nicht in einer Richtung sondern nach allen möglichen Richtungen, also in Form einer Kugelwelle sich fortpflanzt, bei welcher die einzelnen Verdichtungen und Verdünnungen in concentrischen Kugelschalen auf einander folgen. Da nun durch Addition verschiedenartiger regelmässig periodischer Schallwellenzüge, die sich, wie in Fig. 108, beliebig durchkreuzen, alle möglichen unregelmässig perio-

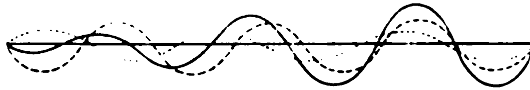


Fig. 108.

dischen Wellenformen zu erhalten sind, so ist klar, dass auch umgekehrt jede beliebige unregelmässig periodische Welle in eine Anzahl regelmässig periodischer muss aufgelöst werden können. Diese Zerlegung, die scheinbar bloss eine mathematische Fiction ist, hat in der Natur der periodischen Bewegungen ihre gute Begründung. Jedes Massetheilchen, dessen Gleichgewicht durch eine momentane Erschütterung gestört wird, muss nämlich in regelmässigen Perioden um seine ursprüngliche Gleichgewichtslage schwingen. Denken wir uns nun viele solche Erschütterungen in beliebiger Richtung auf einander folgen, so wird die resultirende Bewegung keine regelmässige mehr sein können, aber sie wird sich immer in eine Anzahl regelmässig oscillirender Bewegungen auflösen lassen, weil sich eben die ganze Reihe unregelmässig auf einander folgender Anstösse aus einzelnen zusammensetzt, deren jeder regelmässig periodische Oscillationen verursachen würde.

Wirken regelmässig periodische Schallschwingungen auf unser Ohr ein, so erzeugen dieselben eine Empfindung, die wir als Klang bezeichnen, wogegen wir die durch eine unregelmässig periodische Luftbewegung hervorgerufene Empfindung Geräusch nennen. Alle regelmässig periodischen Bewegungen können ferner in solche zerlegt werden, welche dem

einfachsten Gesetz regelmässig periodischer Schwingungen, dem Gesetz unendlich kleiner Pendelschwingungen folgen. Das Pendel bewegt sich fortwährend um eine und dieselbe Gleichgewichtslage. Denken wir uns nun, ein Punkt schwinge nach dem Gesetz des Pendels hin und her, derselbe werde aber ausserdem vorwärts bewegt, sodass seine Gleichgewichtslage fortschreitet, so beschreibt der Punkt eine einfache oder pendelartige Schwingungscurve, deren Entstehung man sich auch in folgender Weise versinnlichen kann. Man denke sich einen Punkt in der um *c* (Fig. 109) beschriebenen Kreislinie mit gleichförmiger Geschwindigkeit bewegt und einen Beobachter bei *h* aufgestellt, der den Kreis nur von der Kante, nicht von der Fläche aus sehen kann. Es wird dann diesem Beobachter der in der Kreislinie umlaufende Punkt so erscheinen, als ob er nur längs des Durchmessers *ab* auf- und abstiege: seine Bewegung wird

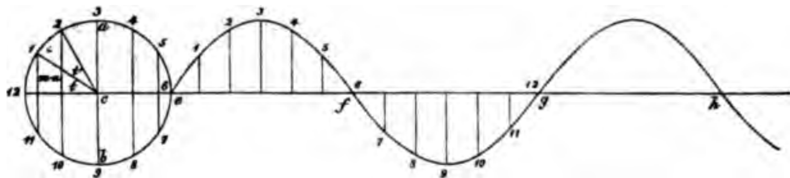


Fig. 109.

aber dabei genau das Gesetz des Pendels innehalten[1]. Um eine fortschreitende pendelartige Schwingung darzustellen, theile man den einer ganzen Wellenlänge entsprechenden Raum *eg* in ebenso viele gleiche Theile wie die Peripherie des Kreises (hier in 12), und mache die Lothe auf den Theilpunkten der Linie *eg* der Reihe nach gleich denen, die in dem Kreis von den entsprechenden Theilpunkten *1*, *2*, *3* u. s. w. gefällt sind: die Curve *efg*, welche diese Lothe verbindet, ist dann eine einfache, pendelartige Schwingungscurve.

Jede periodische Schwingungsform lässt sich aus einer bestimmten Anzahl einfacher Schwingungscurven von der hier dargestellten Form zusammensetzen. Aber damit die resultirende Schwingungsform eine **regelmässig** periodische sei, müssen die Wellenlängen der einfachen Schwingungen, welche addirt werden, in einem **einfachen Verhältnisse** stehen. Setzen wir die Wellenlänge der langsamsten Schwingungen = 1, so

---

1) Zieht man von *c* aus Radien nach den Punkten *1*, *2* u. s. w., so entsprechen die Winkel t, t' den verflossenen Zeiträumen, und es ist, wenn man mit r den Radius des um *c* beschriebenen Kreises bezeichnet, $m = r \cdot \sin. t$, $n = r \cdot \sin. (t + t')$ u. s. w., d. h. die Entfernung der Punkte *1*, *2* u. s. w. von der Gleichgewichtslage ist proportional dem Sinus der verflossenen Zeit. Wegen dieser mathematischen Beziehung werden die pendelartigen Schwingungen auch **Sinusschwingungen** genannt.

müssen also die Wellenlängen der schnelleren Schwingungen, die mit ihr addirt werden, $= 1/2$, $1/3$, $1/4$ u. s. w. sein. Im entgegengesetzten Fall wird die Schwingungsform eine unregelmässig periodische wie in Fig. 108. Es lässt sich leicht durch Construction zeigen, dass man auf diese Weise die verschiedenartigsten regelmässig periodischen Schwingungsformen aus einfach pendelartigen zusammensetzen kann, falls man nur die Höhe der einzelnen Theilschwingungen wechseln lässt, und je nachdem z. B. die geradzahligen oder die ungeradzahligen Schwingungen überwiegen oder auch ganz wegfallen. Die Periode der ganzen Schwingungsform bestimmt sich dabei stets nach derjenigen Theilschwingung, welche die grösste Wellenlänge besitzt. So sind in Fig. 110 verschiedene Schwingungsformen von gleicher Wellenlänge abgebildet. Die ausgezogenen Curven stellen die resultirenden Schwingungsformen, die unterbrochenen die einfach

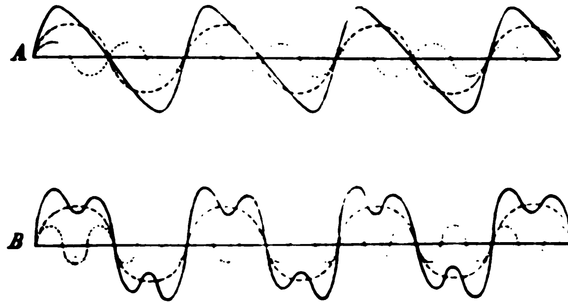


Fig. 110.

pendelartigen Schwingungen, aus denen jene zusammengesetzt sind, dar. Die Form *A* ist eine der häufigsten: sie wird erhalten, wenn ein Ton mit einem etwas schwächeren von der doppelten Schwingungszahl sich verbindet. Auch die Form *B* ist nicht selten: sie entspricht solchen Klängen, bei denen jeder Ton mit einem schwächeren von der dreifachen Schwingungszahl vereinigt ist. Da auf diese Weise alle möglichen regelmässig periodischen Schwingungsformen durch Addition aus einfach pendelartigen Schwingungen erhalten werden können, so ist klar, dass auch umgekehrt jede beliebige regelmässig periodische Schwingungsform in einfach pendelartige zerlegbar sein muss. Diese Zerlegung ist ebenfalls keine blosse Fiction sondern in der Natur begründet. Jedes Theilchen, dessen Gleichgewicht erschüttert wird, vibrirt nämlich, vorausgesetzt dass seine Bewegungen nicht gestört werden und die Schwingungsamplitude sehr klein bleibt, in einfach pendelartigen Schwingungen. Werden nun viele Theilchen gleichzeitig oder successiv in vibrirende Bewegungen versetzt, so können durch Addition ihrer Bewegungen die Schwingungen eine ver-

wickeltere Form annehmen, auch wenn sie regelmässig periodisch bleiben, aber sie müssen doch immer in die einfach pendelartigen Schwingungen sich auflösen lassen, aus denen sie ursprünglich hervorgegangen sind.

Der pendelartigen Bewegung der Lufttheilchen entspricht eine Klangempfindung, welche sich durch ihre Einfachheit auszeichnet: wir nennen dieselbe einen einfachen Klang oder einen Ton. In einem gewöhnlichen zusammengesetzten Klang, der auf einer regelmässig periodischen, aber zusammengesetzten Luftbewegung beruht, lassen sich in der Regel mehrere neben einander klingende Töne deutlich unterscheiden; unter ihnen zeichnet der tiefste stets durch grössere Stärke sich aus, nach ihm, dem Grundton, wird daher auch die Tonhöhe des Klangs bestimmt. Erleichtert wird diese Klanganalyse durch Resonatoren, welche man vor das Ohr hält, abgestimmte Röhren oder Hohlkugeln, deren Luftsäulen vorzugsweise durch diejenigen Schwingungen in Bewegung gesetzt werden, die ihrem Eigenton entsprechen[1]. Hat man erst mittelst eines solchen Resonators einen schwachen Ton, der einen einzelnen Bestandtheil einer complexen Empfindung bildet, wahrgenommen, so gelingt es dann leichter ihn auch ohne Hülfsmittel zu unterscheiden. Auf diese Weise ergibt sich, dass jeder Klang aus einer Anzahl einfacher Töne besteht, aus dem Grundton, welcher die grösste Stärke hat und daher die Tonhöhe des Klangs bestimmt, und aus einer gewissen Zahl von Obertönen, denen die zwei-, drei-, vierfache u. s. w. Schwingungszahl entspricht. Die verschiedene Stärke und Zahl dieser Obertöne ist es, von der die Klangfärbung der musikalischen und anderer Klänge abhängt. Ueberdies sind viele Klänge von Geräuschen begleitet (man denke z. B. an das Kratzen der Violinbogen, das Zischen der Orgelpfeifen u. s. w.), die aber in die eigentliche Klangfärbung nicht eingehen. Das Ohr zerlegt somit den zusammengesetzten Klang ganz ebenso in einfache Klänge oder Töne, wie der objective Schwingungsvorgang sich aus einer Anzahl einfach pendelartiger Schwingungen zusammensetzt. Die stärkste dieser pendelartigen Schwingungen empfindet das Ohr als den Grundton des Klangs, die schwächeren als die Obertöne. Dieselbe Analyse erstreckt sich bis zu einem gewissen Grade auch auf die Geräusche. In den meisten Geräuschen vermögen wir deutlich einzelne Klänge zu unterscheiden. Niemals aber lässt sich ein Geräusch vollständig in einfache Töne auflösen, sondern neben den etwa unterscheidbaren Tönen von bestimmter Höhe bleibt hier stets eine eigenthümliche, je nach der Beschaffenheit des Geräusches wechselnde Empfindung bestehen, welche von den Klangqualitäten verschieden ist, und welche wir demgemäss als die specifische Geräuschempfindung

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 72 f.

werden betrachten müssen. Ihre physiologische Unterlage bilden, wie schon früher (S. 303) erwähnt, wahrscheinlich die in allen Gehörorganen vorkommenden Otolithen und cilientragenden Sinnesepithelzellen, während Vorrichtungen zur gesonderten Aufnahme einfacher Schwingungen, also zur Klangempfindung, nur in entwickelteren Gehörapparaten sich finden [1]). Bei allen Geräuschempfindungen werden übrigens die begleitenden Klangempfindungen desshalb undeutlich wahrgenommen, weil vermöge der oben erwähnten objectiven Entstehung der Geräusche aus sich störenden Tonbewegungen die vorhandenen Klangempfindungen nicht stetig andauern sondern nur in der Form einzelner sehr kurze Zeit dauernder Tonstösse auftreten. Diese Intermissionen der begleitenden Klangempfindung verleihen allen dauernden Geräuschen den Charakter des Unstetigen gegenüber der stetigen Ton- und Klangempfindung.

Unsere Gehörempfindungen folgen also in dieser Beziehung treu dem Verlauf der äusseren Reizbewegung: die gleichmässig andauernde Schwingungsbewegung empfinden wir als stetigen Klang, die unregelmässig wechselnde als unstetiges Geräusch; die regelmässig periodische Schwingungsbewegung, den Klang, zerlegen wir in die pendelartigen einfachen Schwingungen, die Töne, aus denen sie besteht, und bis zu einem gewissen Grade, insoweit nämlich begleitende Tonempfindungen existiren, sogar die unregelmässig periodische Bewegung, das Geräusch, in regelmässig periodische Schwingungen, Klänge. Man könnte denken, und hat dies in der That zuweilen geglaubt, diese Analyse entspreche in einem gewissen Sinne zwar der Zergliederung, wie sie mathematisch ausgeführt werden kann, nicht aber einer in der Natur vorhandenen Scheidung.

1) Die meisten Physiologen betrachten in neuerer Zeit nach dem Vorgange von Helmholtz das Geräusch als eine Summe unregelmässig sich störender Tonempfindungen. Diese Ansicht beruht aber auf einer unberechtigten Uebertragung der physikalischen Analyse der Geräusche auf die Empfindung. Während bei den Klängen eine solche Uebertragung statthaft ist, weil die Klangempfindung wirklich in eine Summe von Tonempfindungen zerlegt werden kann, ist solches bei den Geräuschen durchaus nicht der Fall, sondern es bleibt hier stets neben den etwa begleitenden Klangbestandtheilen eine specifische Geräuschempfindung übrig, welche einer solchen Zerlegung unzugänglich ist; bei den langsamsten und schnellsten Schwingungen, welche jenseits der Grenzen der Tonempfindungen liegen, ist sie allein wahrzunehmen. Nicht minder sprechen die früher (S. 284 f.) erörterten morphologischen Verhältnisse des Gehörapparats und seiner Entwicklung, wie auch Preyer bemerkt hat, für eine Trennung der Geräusch- von den Klangempfindungen. (Preyer, Akustische Untersuchungen. Jena 1879, S. 38.) Wenn übrigens der letztere Autor aus diesem Grunde die Empfindung der Stösse und Schwebungen ausschliesslich den Geräuschapparaten zuweist, so dürfte das kaum zu rechtfertigen sein. Zunächst sind die Schwebungen Intermissionen der Klangempfindung, welchen Ab- und Zunahmen in der Erregung der Schneckennerven entsprechen mussen. Die Stösse werden also theils direct die Geräuschapparate erregen, und dies um so mehr, je stärker sie sind, theils aber als eine Störung der Klangempfindungen sich geltend machen. Insofern werden die Intermissionen der Klangempfindung immerhin zu der charakteristischen Beschaffenheit der verschiedenen Geräuschempfindungen beitragen, wenn auch diese nicht ausschliesslich aus ihnen abzuleiten sind.

Denn hier existiren nur die zusammengesetzten Schwingungsbahnen der Theilchen, nicht die einzelnen pendelartigen Schwingungen. Dennoch sind die letzteren in der zusammengesetzten Bewegung insofern enthalten, als diese wirklich aus Anstössen hervorgeht, von denen jeder einzelne eine einfach pendelartige Schwingung erzeugen würde. Das Ohr analysirt hier allerdings vollkommener als das Auge, welches z. B. bei Beobachtung einer Wasserwelle von einer solchen Addition der Schwingungen nichts wahrnimmt, aber es legt nichts in den objectiven Vorgang hinein, was nicht in diesem selbst schon enthalten wäre. Nur in einer Beziehung bleibt die Empfindung hinter dem äussern Vorgang zurück: der regelmässig periodischen Schwingung folgt sie als eine stetige, nicht als eine auf- und abwogende Qualität, ausgenommen bei den tiefsten musikalischen Tönen, bei denen wir die einzelnen Schwingungen noch unterscheiden können.

Den Charakter von einfachen Klängen oder von Tönen im physiologischen Sinne haben nur wenige der auf musikalischem Wege erzeugbaren Klänge in mehr oder minder vollständigem Grade, und selbst bei solchen Klängen, welche, wie die der Stimmgabeln oder der Labialpfeifen der Orgel, objectiv ziemlich genau pendelartigen Schwingungen entsprechen, führt die Structur des Gehörorgans Bedingungen mit sich, welche bewirken, dass die zu den Enden des Hörnerven gelangenden Schwingungen nicht mehr vollkommen einfach sondern mit schwachen Schwingungen, die Obertönen des angegebenen Grundtons entsprechen, gemischt sind[1]. Wir empfinden also wahrscheinlich niemals Töne ganz frei von Klangfarbe, und der einfache Ton ist in diesem Sinne nur ein Gegenstand der Abstraction, dem aber allerdings gewisse Klänge in hohem Grade sich nähern. Die meisten Klänge jedoch besitzen schon vermöge ihrer objectiven Entstehungsweise eine entschiedene Klangfarbe, d. h. es ist in ihnen ein Grundton mit schwächeren Obertönen von der 2-, 3-, 4-fachen Schwingungszahl u. s. w. gemischt. Durch die geringe Stärke dieser Obertöne unterscheiden sich die Klänge von solchen Zusammenklängen, welche durch gleichzeitige Erzeugung mehrerer Klänge entstehen, und deren einzelne Bestandtheile völlig oder nahezu die gleiche Stärke besitzen. Da wir übrigens in der Empfindung den Klang in seine Theiltöne zerlegen können, so besteht keine scharfe Grenze zwischen dem zusammengesetzten Klang und dem Zusammenklang. Der Umstand jedoch, dass die Obertöne eines Klangs eine bedeutendere Höhe im Verhältniss zum Grundton besitzen als die meisten Theilklänge eines Accords, und dass sie von viel

1) Helmholtz, Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 259. Einige hiermit zusammenhängende Erscheinungen sind von J. J. Müller erörtert. (Berichte der kgl. sächs. Ges. der Wiss. 1872, S. 117 f.)

geringerer Stärke sind, unterscheidet in der Regel beide hinreichend scharf von einander. Den Klang empfinden wir in der Regel noch als eine Qualität und erst bei grosser Aufmerksamkeit und Uebung erkennen wir die zusammengesetzte Natur desselben. Die Klangqualität ist in den mittleren Tonhöhen und Klangstärken im allgemeinen am deutlichsten ausgeprägt. Bei den tiefsten Tönen wird der Grundton zu schwach im Verhältniss zu den Obertönen, bei den höchsten überschreiten die letzteren die Grenzen der Wahrnehmbarkeit. Wird ferner ein Klang schwach angegeben, so verschwinden die die Klangfärbung bestimmenden Obertöne theilweise; bei sehr starken Klängen dagegen werden dieselben so stark, dass die für die Klangfärbung charakteristischen Unterschiede meistens undeutlicher sind. Je höhere Obertöne endlich einen Klang begleiten, um so geringer werden die relativen Unterschiede ihrer Schwingungszahlen. Bei Klängen, welche hohe und starke Obertöne enthalten, werden daher ähnliche Erscheinungen wie beim Zusammenklingen nahe bei einander liegender Grundtöne beobachtet: es entstehen scharfe Dissonanzen der Obertöne, welche, wie bei der Trompete und andern Blechinstrumenten, eine schmetternde Klangfarbe hervorbringen. Andere Unterschiede des Klangs entstehen je nach dem Ueberwiegen der gerad- oder ungeradzahligen Obertöne. Solche Klänge, die bloss aus geradzahligen Partialtönen mit den Schwingungsverhältnissen 2, 4, 6 u. s. w., oder bloss aus ungeradzahligen Partialtönen 1, 3, 5, 7 u. s. w. bestehen, zeigen im Vergleich mit jenen, welche die ganze Reihe der Obertöne 2, 3, 4, 5, 6 enthalten, eine eigenthümlich mangelhafte Beschaffenheit der Klangfärbung, die jedoch zu bestimmten Zwecken ästhetischer Wirkung Anwendung finden kann [1]).

Unsere Tonempfindung hat eine untere und eine obere Grenze. Sehr langsame Schwingungen empfindet das Ohr noch als einzelne Luftstösse, aber nicht mehr als Ton, sehr schnelle bilden ein continuirliches zischendes Geräusch. In beiden Fällen hört also nicht die Gehörempfindung überhaupt auf, sondern sie verliert nur ihren Charakter als Klang. Die Bestimmung der Schwingungszahlen, bei welchen dies eintritt, hat Schwierigkeiten, die theils experimentaler Natur sind, theils in der Beschaffenheit unserer Empfindung liegen. Offenbar handelt es sich nämlich hier nicht um scharfe Grenzen, und die tiefsten Töne verlieren namentlich dann ihren Klangcharakter, wenn die Schallschwingungen nicht die hinreichende Stärke

1) Beispiele von Klängen mit ungeradzahligen Obertönen bieten die Clarinette und Bratsche mit ihrer näselnden Klangfärbung; bloss geradzahlige Obertöne enthalten die Klänge der Saiten, wenn sie in einem Dritttheil ihrer Länge gezupft oder gestrichen werden. Vgl. Cap. X

besitzen. So beruht die Angabe, dass die untere Tongrenze erst bei den musikalisch einigermassen verwendbaren Tönen von 28—30 oder gar erst bei 40 Schwingungen[1]) liege, zweifellos auf der Anwendung allzu schwacher Klangquellen. Anderseits ist, sobald man nicht einfache Klänge untersucht, eine Verwechselung mit Obertönen möglich, welche letzteren bei tiefen Tönen eine verhältnissmässig grosse Stärke erreichen. Durch die in den unteren Regionen sehr mangelhafte Unterscheidung der Tonhöhe wird diese Verwechselung leicht möglich. Nach Bestimmungen, welche PREYER mit sehr grossen Stimmgabeln vornahm, die zum Behuf der Verstärkung des Tons auf Resonanzkästen befestigt waren, scheint die untere Grenze etwa bei 16 Doppelschwingungen (dem Subcontra-*C*) zu liegen, übrigens zugleich geringen individuellen Schwankungen unterworfen zu sein[2]). Als obere Grenze fand derselbe Beobachter mittelst sehr kleiner Stimmgabeln einen Ton von 40360 Schwingungen (das *e* der achtgestrichenen Octave). Doch scheinen hier die individuellen Unterschiede ziemlich bedeutend zu sein. Zugleich sind die höchsten Töne schmerzhaft für das Ohr[3]).

Zwischen den angegebenen Grenzen stuft sich nun die Tonempfindung ab nach dem in der musikalischen Scala niedergelegten Gesetze. Wir bringen die Tonempfindungen in eine stetige Reihe, innerhalb deren wir die Stelle jeder einzelnen Empfindung als Höhe des Tons bezeichnen. Die Tonhöhen stehen aber zu den objectiven Schwingungszahlen der Töne in der constanten Beziehung, dass gleiche absolute Unterschiede der Tonhöhe gleichen relativen Unterschieden der Schwingungszahlen entsprechen. Damit die Tonhöhe um dieselben absoluten Grössen zu- oder abnehme, muss also die Schwingungszahl im selben Verhältnisse vermehrt oder vermindert werden. Die musikalische Scala entnimmt der stetig abgestuften Reihe der Tonempfindungen bestimmte Stufen: sie substituirt auf diese Weise dem stetigen Continuum der Tonhöhen ein discretes, indem sie die Uebergänge zwischen den einzelnen von ihr ausgewählten Tonstufen überspringt. Die Auswahl der Tonstufen wird zunächst durch Regeln bestimmt, welche auf die später (in Cap. XII)

1) HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 293.

2) PREYER, Akustische Untersuchungen, S. 1 f. Aeltere Versuche desselben Verfassers finden sich in seiner Schrift: Die Grenzen der Tonwahrnehmung. Jena 1876, S. 1 f. Sie führten zu demselben Resultat, sind aber nicht völlig beweisend, weil die Bestimmungen mit Zungenpfeifen vorgenommen wurden, bei denen die Verwechslung mit Obertönen nicht ausgeschlossen ist. Besser gelingt es durch die Benutzung der Differenztöne von Labialpfeifen die untere Tongrenze zu finden, weil man hier durch die Vergleichung mit den beiden ursprünglichen Tönen vor der Verwechslung mit Obertönen geschützt ist. Auf diese Weise fand ich, wie schon in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 262) mitgetheilt ist, dass etwas weniger als 16 Schwebungen bei hinreichender Stärke deutlich als ein tieferer Ton aufgefasst werden.

3) PREYER, Die Grenzen der Tonwahrnehmung, S. 18 f.

zu erörternden Gesetze der Klangverwandtschaft gegründet sind. Aber das Gesetz der Beziehung zwischen Tonhöhe und Schwingungszahl kommt in der musikalischen Scala darin zum Ausdruck, dass gleichen Tonstufen überall gleiche Verhältnisse der Schwingungszahlen entsprechen. So ist in der ganzen musikalischen Scala das Verhältniss der Schwingungszahlen

für die Octave	1 : 2,	für die Quarte	3 : 4,
für die Duodecime	1 : 3,	für die Sexte	3 : 5,
für die Quinte	2 : 3,	für die grosse Terz	4 : 5,
		für die kleine Terz	5 : 6.

Diese Verhältnisse bleiben ungeändert, wie auch die absoluten Schwingungszahlen sich ändern mögen. Wir sind im Stande sehr genau und ohne viele Vorbereitung die Intervalle der Tonhöhe wiederzuerkennen, während grosse Uebung nöthig ist, um die absolute Tonhöhe zu bestimmen. Letzteres bedarf stets einer genauen, durch häufige Wiederholung der Toneindrücke geleiteten Wiedererinnerung, während die Gleichheit oder der Unterschied zweier Tonintervalle, selbst wenn dieselben verschiedenen Höhen der musikalischen Scala angehören, unmittelbar in der Empfindung sich ausprägt. Aus demselben Grunde kann die absolute Stimmung eines musikalischen Instrumentes beträchtlich variiren, ohne dass wir dies wahrnehmen, während wir geringe Abweichungen von jenen regelmässigen Intervallen sogleich empfinden. Hieraus ist zu schliessen, dass wir nur die Verhältnisse der Schwingungszahlen, nicht aber ihre absoluten Unterschiede unmittelbar empfinden, und dass gleichen Verhältnissen der Schwingungszahlen gleiche absolute Unterschiede der Empfindung correspondiren. Dieses Gesetz stimmt in seiner Form ganz und gar überein mit demjenigen, welches für die Beziehung zwischen der Intensität der Empfindung und der Stärke des Reizes gefunden wurde; wir haben nur in demselben statt der Reizstärke die Schwingungszahl zu setzen. Stellen wir uns demnach die Tonreihe als eine gerade Linie vor, auf der gleiche Abschnitte gleichen Zunahmen der Tonhöhe entsprechen, und errichten wir darauf Ordinaten, die den zugehörigen Schwingungszahlen proportional sind, so ist die Curve, welche die Gipfelpunkte der Ordinaten verbindet, wieder eine logarithmische Linie. Wird mit H die Tonhöhe, mit S die Schwingungszahl des gegebenen Tons und mit b diejenige des tiefsten Tons der Tonreihe, mit K aber eine Constante bezeichnet, so ist

$$H = K \cdot log.\ nat.\ \frac{S}{b}.$$

Nach dem früher (S. 358) festgestellten Sinn der Massformel bedeutet hier b den Schwellenwerth des Reizes, d. h. die Schwingungszahl, bei welcher die Tonempfindung beginnt. Man kann aber dafür auch diejenige Schwingungszahl wählen, bei der man die Tonreihe willkürlich beginnen

lässt: es nimmt dann mit Veränderungen des Werthes von b nur die Constante K andere Werthe an[1]). Es ist bemerkenswerth, dass in diesem Fall das Gesetz der logarithmischen Function nicht aus der Bestimmung von Grenzwerthen der Empfindung oder eben merklichen Unterschieden abstrahirt, sondern dass es unmittelbar der Vergleichung endlicher Empfindungswerthe entnommen ist. Schon dies beweist, dass das Empfindungsmass für die Tonhöhen verhältnissmässig feiner ausgebildet ist als dasjenige für die Empfindungsstärken, obgleich, wie wir bei den Intensitätsabstufungen des Lichtes gesehen haben, immerhin auch hier unter Umständen eine quantitative Schätzung übermerklicher Unterschiede möglich ist (S. 330).

Auch bei der Prüfung mittelst minimaler Aenderungen der Schwingungsgeschwindigkeit bestätigt es sich jedoch, dass der Gehörssinn in der qualitativen Unterscheidung der ihm homogenen Reize alle andern Sinne weit übertrifft. In den mittleren Höhen der musikalischen Scala können selbst von dem Ungeübten successiv angegebene Töne unterschieden werden, die nur um wenige Schwingungen in der Secunde verschieden sind, ja ein geübtes Ohr vermag den Unterschied zu erkennen, wenn er nur Bruchtheile einer Schwingung beträgt[2]). Dies zeigt die folgende von Preyer gegebene Zusammenstellung einiger Versuche verschiedener Beobachter, in welcher n und n' die Schwingungszahlen der beiden verglichenen Töne sind, $a = \frac{1}{n-n'}$ die auf die Einheit reducirte absolute und $r = \frac{n}{n-n'}$ die relative Unterschiedsempfindlichkeit bezeichnet[3]).

Beobachter		n	n'	$n-n'$	a	r
Delezenne		120,209	119,791	0,418	2,39	287
Seebeck		440	439,636	0,364	2,75	1212
Preyer	{	500,3	500	0,300	3,33	1666
		1000,5	1000	0,500	2,00	2000

Weitere Schlüsse lassen sich aus diesen Beobachtungen nicht ziehen, da sie von verschiedenen Beobachtern herrühren und nach allzu unvollkommenen Methoden ausgeführt sind; insbesondere aber sind sie nicht im Stande die Gültigkeit des mittelst der übermerklichen Abstufungen für die

1) Der Erste, der die Logarithmen auf das Verhältniss der Töne anwandte, war Euler, Tentamen novae theoriae musicae. Petrop. 1739, p. 73. Vgl. auch Herbart, Ueber die Tonlehre. Werke, Bd. 7, S. 224 f. Eine Berechnung der Logarithmen aller musikalisch angewandten Schwingungszahlen hat neuerdings Schubring geliefert. (Schlömilch, Kahl und Cantor, Zeitschr. f. Mathematik und Physik, XIII. Suppl., S. 105.)

2) Die Vergleichung successiv angegebener Töne ist unerlässlich, weil bei dem gleichzeitigen Erklingen Schwebungen entstehen, an denen sich der Höhenunterschied der Töne auch dann verräth, wenn er nicht unmittelbar in der Empfindung aufgefasst wird. Vgl. unten S. 403.

3) Preyer, Die Grenzen der Tonwahrnehmung, S. 26 f.

Tonempfindungen festgestellten WEBER'schen Gesetzes zu bestätigen oder zu widerlegen.

Die Empfindung der Tonhöhe ist ein Product der unmittelbaren Auffassung der Tonverhältnisse; sie kann nicht erst durch Nebenbedingungen, z. B. durch begleitende Partialtöne von übereinstimmender Höhe, veranlasst sein. Denn solche Nebenbedingungen können wechseln, ohne dass dadurch die Bestimmung der Tonintervalle sich ändert. Wir fassen diese bei reinen Tönen in derselben Weise auf wie bei Klängen von mehr oder minder zusammengesetzter Beschaffenheit. Dies beweist, dass wir an Octave und Grundton, Quinte und Grundton u. s. w. immer dieselben Unterschiede der Empfindung erkennen, welche absolute Höhe die Töne auch haben mögen. Selbstverständlich ist übrigens damit durchaus nicht ausgesprochen, dass auch die Wahl der in der musikalischen Scala enthaltenen Tonstufen auf dem unmittelbaren Mass der Empfindungen beruhe, wie dies vielfach vorausgesetzt worden ist. Diese Wahl ist vielmehr, wie wir später sehen werden, durch die Gesetze der Harmonie bestimmt, welche ihrerseits wieder auf der Zusammensetzung der Klänge aus Theiltönen beruhen. Nur dies muss hier aus der Existenz der musikalischen Scala und ihrer Anwendbarkeit auf einfache Töne gefolgert werden, dass wir in unserer Empfindung ein Mass für die qualitative Abstufung der Töne besitzen, und dass dieses Mass mit Rücksicht auf die objectiven Tonverhältnisse dem WEBER'schen Gesetze folgt. Es würde aber diese Folgerung auch dann gezogen werden können, wenn die Musik ganz andere Intervalle gewählt hätte, wie es denn in der That im Laufe der Entwicklung der Musik an solchen Veränderungen nicht ganz gefehlt hat.

Die Tonreihe bildet ein Continuum von e i n e r Dimension. Wir können sie uns durch eine Linie versinnlichen, am einfachsten durch eine Gerade von unbestimmter Ausdehnung. Ihre beiden Endpunkte sind die untere und die obere Grenze der Tonhöhen. Beide Grenzen sind rein physiologische, sie wechseln bei verschieden organisirten Wesen, ja sogar bei verschiedenen Individuen derselben Art, denn sie sind abhängig von der wechselnden Abstimmung der mit der Acusticusendigung verbundenen Einrichtungen. Berücksichtigt man gleichzeitig die Intensität der Empfindung, so wird aus der Tonlinie ein Continuum von z w e i Dimensionen, das am einfachsten in der Form einer Ebene sich darstellen lässt. In unserm Bewusstsein hat ausserdem als d r i t t e Dimension der Tonempfindungen deren zeitliche Dauer eine wesentliche Bedeutung. Aber da die Zeitanschauung erst aus der gegenseitigen Beziehung wechselnder Empfindungen entspringt, so wird hierauf erst bei der Verbindung der Tonempfindungen zu zusammengesetzten Vorstellungen näher einzugehen sein.

Aus der Zusammenstellung seiner eigenen und Anderer Beobachtungen über die Empfindlichkeit für minimale Aenderungen der Schallschwingungen hat PREYER den Schluss gezogen, dass das WEBER'sche Gesetz im Gebiete der Tonhöhen keine Gültigkeit habe, dass vielmehr hier innerhalb gewisser Grenzen nicht die relative sondern die absolute Unterschiedsempfindlichkeit annähernd constant bleibe. Nun stützt sich aber dieser Schluss auf die von verschiedenen Beobachtern unter ganz verschiedenen Bedingungen, mittelst Klängen von abweichender Klangfarbe gewonnenen Zahlen. Selbst wenn alle diese Versuche mit reinen Stimmgabelklängen angestellt wären, was offenbar das zweckmässigste sein würde, liesse gerade die Methode der eben merklichen Unterschiede am wenigsten eine Vergleichung von Beobachtungen zu, die unabhängig von einander ausgeführt wurden. Denn es ist jedem Beobachter auf diesem Gebiete bekannt, dass stets eine Art von Verständigung über die zur Merklichkeit zureichende Grösse stattfindet, namentlich wenn, wie es hier geschah, nicht sowohl die eben merkliche als die eben übermerkliche Aenderung bestimmt wird. PREYER's eigene Beobachtungen erstrecken sich nur auf zwei Tonhöhen, bei denen die absolute Unterschiedsempfindlichkeit noch weniger constant war als die relative. Auch ist nicht zu übersehen, dass bei musikalisch Geübten, von denen die mitgetheilten Versuche herrühren, die durch Erfahrung erworbene Kenntniss der absoluten Tonhöhen und die Uebung in der Unterscheidung zusammenklingender Töne für die Methode der Minimaländerungen eine Complication herbeiführt, wie sie in keinem andern Sinnesgebiet mehr vorkommt. Indem der Musiker geringe Unterschiede der Tonhöhen mittelst der Schwebungen berichtigt, die beim Zusammenklang entstehen, besitzt er in diesen zugleich ein Mittel, auf allen Stufen der musikalischen Scala gleiche absolute Unterschiede der Schwingungen annähernd gleich gut unterscheiden zu können, da die Zahl der Schwebungen zweier Töne, die dem Einklang nahe stehen, gleich der Differenz der Schwingungszahlen ist. Es ist unvermeidlich, dass dieser Umstand bei dem Geübten von Einfluss auf die Unterscheidung der Tonhöhen ist, und es würde also offenbar angemessen sein die Versuche an Solchen auszuführen, die in der Bestimmung absoluter Tonhöhen und Tonhöhenunterschiede keinerlei Uebung besitzen.

Von wie grossem Einfluss die musikalische Uebung auf die Schätzung der Tonhöhen ist, tritt insbesondere auch an den Beobachtungen hervor, welche PREYER über die Empfindlichkeit für die Reinheit musikalischer Intervalle bei successiver Auffassung der Töne zusammengestellt hat[1]). Es folgen sich in dieser Beziehung die Intervalle in der nachstehenden Ordnung:

Octave, Quinte, ganzer Ton, Quarte, gr. Terz, gr. Sexte, kl. Terz, natürl. Septime, kl. Sexte.

Abgesehen von dem ganzen Ton ist diese Reihenfolge die nämliche, in welcher die Intervalle in Bezug auf den Grad der Harmonie auf einander folgen. (Vgl. Cap. XII.) Es ist daher nicht zu bezweifeln, dass wir die Reinheit der harmonischen Intervalle nach jener Coincidenz der Partialtöne beurtheilen, welche die Wahl derselben bestimmt hat. Darum liegt aber auch nicht der geringste Grund vor diese Wahl aus irgend einer angeborenen Einrichtung des Gehörapparates abzuleiten, wie solches z. B. von PREYER geschieht, welcher der

1) PREYER, Die Grenzen der Tonwahrnehmung. S. 38 f.

Meinung ist, das Intervallschätzen beruhe auf den Abständen der erregten Nervenfaserenden in der Schnecke, d. h. auf der Zahl der unerregten Enden, die sich zwischen den zwei erregten befinden, ähnlich wie die Distanzschätzung mittelst der Netzhaut und mittelst des Tastorgans[1]). Vor dieser seltsamen Vorstellung, dass unser Harmoniegefühl aus einer angeborenen Kenntniss der Ausbreitung des Schneckennerven hervorgehe, würde denn doch die Meinung der alten Akustiker, dass wir ein dunkles Bewusstsein der einfachsten Schwingungsverhältnisse besitzen, bei weitem den Vorzug verdienen. Die Coincidenz oder Nichtcoincidenz der Partialtöne erklärt bei den harmonischen Intervallen hinreichend die Feinheit der Unterscheidung. Aber freilich beruht die Auffassung dieser Coincidenz ganz und gar auf der musikalischen Uebung. Dies wird besonders durch die Thatsache bestätigt, dass ein nicht-harmonisches Intervall, bei welchem jene Coincidenz fehlt, welches aber durch häufigen Gebrauch bevorzugt ist, nämlich der ganze Ton, zu den bestunterscheidbaren Intervallen gehört. Zugleich weist dieser Umstand von neuem darauf hin, dass die Wiedererkennung bestimmter Intervalle durchaus nicht bloss an die Auffassung der Obertöne gebunden ist, sondern dass wir unabhängig davon die Fähigkeit der messenden Vergleichung endlicher Empfindungsunterschiede besitzen. Zur Entscheidung der Frage, inwiefern wir durch die letztere Fähigkeit allein schon bestimmte Intervalle wiederzuerkennen vermögen, würde es übrigens wünschenswerth sein, die Beobachtungen an obertonreichen Klängen mit solchen an reinen Stimmgabelklängen zu vergleichen.

Abgesehen von den Beobachtungen über die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen ist schliesslich gegen die Anwendung des Weber'schen und logarithmischen Gesetzes auf die Tonempfindungen noch ein anderer Gesichtspunkt geltend gemacht worden. Indem nämlich Helmholtz mit Recht, wie wir unten sehen werden, die Intervalle der musikalischen Scala auf bestimmte Uebereinstimmungen in den Partialtönen der Klänge zurückführte, glaubte er annehmen zu dürfen, dass die Unterscheidung der Tonhöhen überhaupt auf der Klangverwandtschaft beruhe. Wenn diese Ansicht richtig wäre, so müsste die Erkennung der Intervalle bei Klängen, denen die Obertöne mangeln, unmöglich werden. Dies ist in der That zum Theil schon von Helmholtz[2]), noch entschiedener aber von G. E. Müller[3]) behauptet worden. Nach dem letzteren soll bei reinen Stimmgabelklängen nur durch die Association mit früheren Eindrücken eine Wiedererkennung möglich sein. Nun ist sicherlich die Erkennung der Octave, Quinte u. s. w. als Octave, Quinte u. s. w. immer und überall nur durch die Association mit früheren Erfahrungen möglich; aber ich begreife nicht, wie eine solche Association soll stattfinden können, wenn nicht unmittelbar in der Empfindung eine Massabschätzung endlicher Tonhöhenunterschiede möglich ist, ähnlich wie wir ja auch die Lichtintensitäten der Sterne oder anderer Lichteindrücke nach übermerklichen Unterschieden abstufen. Wenn wir nun aber bei dieser Schätzung der Tonhöhen unter Anwendung reiner Töne die Quinte, Quarte u. s. w. auf allen Stufen der musikalischen Scala immer wieder als den nämlichen endlichen Unterschied der Empfindung erkennen, so ist eben damit bewiesen, dass dieses unmittelbare Mass der Tonhöhen dem Weber'schen Gesetze

---

1) Preyer, Akustische Untersuchungen, S. 60.
2) Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 321, 451.
3) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 285.

entspricht. Damit ist natürlich nicht gemeint, dass die harmonischen Intervalle selbst aus dieser unmittelbaren Schätzung der Tonhöhe entstanden seien; bei ihrer Auswahl ist, in wachsendem Masse seit der Verwendung der polyphonen Musik, die unten zu besprechende Klangverwandtschaft massgebend gewesen. Wie man zwischen dem Zugeständniss dieser Thatsache und dem Satz, dass wir irgend welche gleiche Intervalle der Tonhöhe unmittelbar in der Empfindung als gleiche auffassen, einen Widerspruch finden kann[1]), ist übrigens schwer begreiflich, wenn auch vielleicht gerade die irrthümliche Meinung, dass diese zwei Annahmen sich ausschliessen, einigermassen das Bestreben erklärlich macht, im Widerspruch mit der unmittelbaren Erfahrung alle Unterscheidung von Tonhöhen nur aus der Klangverwandtschaft abzuleiten. Man glaubte mit dem Zugeständniss, dass Intervalle ohne Zuhülfenahme von Obertönen geschätzt werden können, sofort der alten Hypothese zu verfallen, wonach wir die einfachen Zahlenverhältnisse direct empfinden sollen, während es sich eben doch, gerade wie bei den Lichtstärken, nur darum handeln kann, dass wir überhaupt übermerkliche Empfindungsunterschiede zu vergleichen im Stande sind, eine Fähigkeit, welche dann erst unter weiterer Zuhülfenahme der Klangverwandtschaft die Feststellung der musikalischen Intervalle ermöglicht. Diese klingen freilich bei reinen Tönen »leer und unbefriedigend«, aber ein solches Urtheil über die harmonischen Eigenschaften der Intervalle darf denn doch nicht mit der unmittelbaren Schätzung endlicher Unterschiede der Empfindungsqualität verwechselt werden. Zuweilen ist allerdings gegen die Heranziehung der reinen Tonempfindungen noch eingewandt worden, es stünden uns keine Hülfsmittel zu Gebote Klänge hervorzubringen, die von allen Obertönen frei sind, und insbesondere auch bei den über abgestimmten Resonatoren schwingenden Stimmgabeln sei dies nicht der Fall. Hiergegen ist aber zu bemerken, dass die geübtesten Beobachter in solchen Stimmgabelklängen in merklicher Stärke nur verhältnissmässig sehr hohe unharmonische Obertöne bemerken konnten, die bei der gegenwärtigen Frage nicht in Betracht kommen[2]). Nur PREYER glaubte eine verhältnissmässig grössere Zahl harmonischer Obertöne in Stimmgabelklängen nachweisen zu können[3]); wir werden aber unten sehen, dass durch seine Versuche die objective Existenz der betreffenden Töne nicht sichergestellt ist.

Von dem Klang unterscheidet sich der Zusammenklang im allgemeinen nur durch die gleichmässigere Stärke der Partialtöne, aus denen er besteht. Hierdurch wird es aber unserm Ohr leichter möglich, denselben in einzelne seiner Bestandtheile zu zerlegen. Während wir den Klang zunächst als eine einheitliche Empfindung gelten lassen, um uns erst bei der genaueren Analyse desselben von seiner complexen Beschaffenheit zu überzeugen, fassen wir den Zusammenklang sogleich als eine zusammengesetzte Empfindung auf. Hierzu trägt auch die weit wechselndere Beschaffenheit der Zusammenklänge das ihrige bei. Der Klang eines Instrumentes z. B. enthält, mit wenig Abweichungen, immer dieselbe Reihe von

1) MÜLLER a. a. O. S. 285.
2) HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 263.
3) PREYER, Akustische Untersuchungen, S. 16.

Obertönen. Dagegen können wir auf einem und demselben mehrstimmigen Instrumente sehr verschiedene Accorde und andere Zusammenklänge hervorbringen. In diesen Verhältnissen liegen nun zwei Erscheinungen begründet, welche ausschliesslich bei Zusammenklängen vorkommen, und welche namentlich bei den musikalischen Wirkungen derselben von grosser Wichtigkeit sind. Die erste dieser Erscheinungen besteht in den Combinationstönen, welche dadurch sich bilden, dass zwei Tonwellenzüge von hinreichender Stärke eine dritte Tonbewegung hervorbringen, die der Differenz oder auch der Summe ihrer Schwingungszahlen entspricht. Die zweite besteht in den Schwebungen, welche durch die wechselseitige Störung zweier Tonwellenzüge von geringem Unterschied der Schwingungszahlen erzeugt werden.

Combinationstöne bilden sich unter allen Umständen dann, wenn die gleichzeitig erklingenden Töne stark genug sind, dass die Grösse der Schwingungen nicht mehr als unendlich klein im Verhältniss zur Grösse der schwingenden Masse betrachtet werden kann. In diesem Falle ist nämlich das auf S. 387 ausgesprochene Princip der Superposition der Schallwellen, wonach die resultirende Schwingung immer durch einfache Addition ihrer Componenten erhalten wird, nicht mehr strenge richtig, sondern es entstehen zwei neue Schwingungsbewegungen neben der ursprünglichen, von denen die Schwingungszahl der einen der Differenz, die der andern der Summe der Schwingungen der beiden primären Töne entspricht [1]. Je zwei einfache Töne können daher zweierlei Combinationstöne erzeugen: einen Differenzton und einen Summationston. Davon ist der Differenzton in der Regel der weitaus stärkere. Beiderlei Combinationstöne können sowohl durch die Grundtöne der Klänge wie durch ihre Obertöne erzeugt werden. Aber da die Stärke der Combinationstöne von der Stärke der erzeugenden Töne abhängt, so geben die Grundtöne im allgemeinen die stärkeren Combinationstöne; auch erreichen die Summationstöne in den Höhen der musikalischen Scala wegen ihrer bedeutenden Schwingungszahl bald die Grenzen der Tonempfindlichkeit des Ohres. Ferner können starke Combinationstöne mit den primären Tönen abermals Combinationstöne bilden. Auf diese Weise entstehen Differenz- und Summationstöne höherer Ordnung, die jedoch, namentlich die letzteren, sehr schwach sind. Ueberhaupt besitzen die Combinationstöne in vielen Fällen eine so geringe Intensität, dass sie erst mittelst Resonanzröhren, die auf sie abgestimmt sind, deutlich wahrgenommen werden können. Trotzdem haben die Combinationstöne einen wichtigen Einfluss auf den Zusammenklang, wie wir später bei

1) HELMHOLTZ, POGGENDORFF's Annalen, Bd. 94, S. 497. Lehre von den Tonempfindungen. 3. Aufl., S. 239, 618.

der Erörterung der ästhetischen Wirkung der Klangvorstellungen sehen werden [1]; es erstreckt sich jedoch dieser Einfluss hauptsächlich nur auf die Differenztöne erster Ordnung. Die an sich sehr schwachen Summationstöne können dagegen zuweilen durch Obertöne, die mit ihnen coincidiren, verstärkt werden; überdies existirt, wie G. Appunn bemerkte, bei jedem Zweiklang ein Differenzton zweiter Ordnung, welcher die gleiche Schwingungszahl wie der Summationston erster Ordnung besitzt und also diesen verstärken muss. So entspricht z. B. zwei Tönen mit dem Intervall der Quinte 2 : 3 ein Differenzton 1 und ein Summationston 5, der Differenzton zweiter Ordnung, welchen der erste Oberton (6) des höheren Tones mit dem ersten Differenzton 1 bildet, ist aber ebenfalls = 5. Allgemein fällt also, wenn wir die Schwingungszahlen der ursprünglichen Töne mit n und n' bezeichnen, der Summationston derselben mit dem Differenzton $2n' - (n - n')$ zusammen [2].

Von grosser Bedeutung für die Wahrnehmbarkeit und die Wirkung der Combinationstöne ist das Schwingungsverhältniss der sie erzeugenden primären Töne. Ist dieses Schwingungsverhältniss ein einfaches, so dass die primären Töne ein harmonisches Intervall (Octave, Quinte u. s. w.) mit einander bilden, so wird auch das Schwingungsverhältniss des Combinationstones zu den primären Tönen ein einfaches. So entspricht z. B. der Octave mit dem Schwingungsverhältniss 1 : 2 ein Differenzton 1 und ein Summationston 3, der erstere fällt also mit dem tieferen der primären Töne zusammen, der hierdurch eine Verstärkung erfährt, der zweite bildet die Duodecime desselben. Der Quinte mit dem Schwingungsverhältniss 2 : 3 entspricht ein Differenzton 1 und ein Summationston 5; der erstere bildet die tiefere Octave des ersten der primären Töne, der zweite die grosse Terz seiner höhern Octave. In solchen Fällen bringen die Combinationstöne zusammen mit ihren primären Tönen eine stetige Empfindung hervor, neben der man nur bei den tiefsten Differenztönen die einzelnen Tonstösse wahrnimmt, welche den Combinationston erzeugen. Dies ist anders, wenn die Schwingungszahlen der primären Töne in keinem einfachen Verhältniss stehen. Verhalten sich z. B. die Schwingungen der letzteren wie 10 : 23, so entsteht ein Differenzton 13, welcher mit dem tieferen Tone 10 in der Regel nicht mehr ungestört zusammenklingt. Viel-

1) Siehe Cap. XII und XIV.

2) Appunn; dem sich Preyer anschliesst, folgerte hieraus, dass die Summationstöne überhaupt nicht existiren, sondern nur Differenztöne zweiter Ordnung seien. (Preyer, Akustische Untersuchungen, S. 12.) Da aber die von Helmholtz gegebene mathematische Deduction der Summationstöne von diesen Autoren nicht widerlegt wurde, so liegt in der Bemerkung von Appunn an und für sich nur die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit, dass der Summationston durch einen Differenzton verstärkt wird.

mehr tritt hier der im allgemeinen schon in Fig. 108 (S. 387) dargestellte Fall ein, dass zwei Schwingungscurven, deren jede regelmässig ist, sich zu einer unregelmässig periodischen Bewegung combiniren, die keine stetige Empfindung hervorbringen kann. Es entstehen auf diese Weise die sogleich näher zu betrachtenden Schwebungen der Töne, welche der Dissonanz zu Grunde liegen. In Folge dieser Schwebungen sind die Combinationstöne unharmonischer Tonverbindungen viel schwerer wahrzunehmen, doch können sie die Dissonanz der primären Töne verstärken oder sogar, wenn zwischen diesen selbst keine Dissonanz vorhanden war, solche hervorbringen.

Schwebungen der Töne oder Tonstösse können zwischen allen Bestandtheilen zweier Klänge, sowohl zwischen den Grundtönen wie den Obertönen derselben, eintreten; ausserdem können sich an denselben die Combinationstöne betheiligen. Es beruhen diese Störungen des Zusammenklangs auf der Interferenz der Schallwellen. Lässt man zwei Töne von gleicher Höhe und Stärke erklingen, so entsteht ein Ton von der doppelten Intensität, falls die Berge und die Thäler beider Wellen zusammenfallen. Nach dem früher (S. 387) angeführten Princip der Addition der Wellen entsteht hierbei ein einziger Wellenzug, dessen Berge und Thäler die doppelte Grösse besitzen. Richtet man dagegen den Versuch so ein, dass die Berge der einen Welle auf die Thäler der andern treffen und umgekehrt, so vernichten sich die beiden Bewegungen, und es entsteht gar keine Tonempfindung. Befinden sich die beiden Tonquellen in einiger Entfernung von einander, so beeinflussen sich in der Regel die Schwingungen in solcher Weise, dass der Ton durch die Interferenz verstärkt wird. Dies beruht auf den Gesetzen des Mitschwingens. Da z. B. eine Saite durch das Erklingen des Tones, auf den sie abgestimmt ist, in Mitschwingungen geräth, so passen auch die durch directes Anschlagen derselben erzeugten Schwingungen der Schwingungsphase eines andern Tones von gleicher Höhe sich an. Nur unter besonderen Umständen wird das entgegengesetzte Resultat beobachtet: so z. B. wenn man zwei grosse Labialpfeifen dicht neben einander von der nämlichen Windlade aus anbläst. In diesem Falle tritt die aus der einen Pfeife ausströmende Luft immer gleichzeitig in die andere Pfeife ein, so dass beide nun in entgegengesetzten Phasen schwingen. In Folge dessen hört man statt des Tones nur noch ein zischendes Geräusch[1].

1) HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen, S. 232. An der Doppelsirene von HELMHOLTZ lässt sich derselbe Versuch ausführen, wenn man die beiden auf denselben Ton eingerichteten Scheiben so stellt, dass die Luftstösse der einen in die Zeit zwischen zwei Luftstösse der andern fallen. (HELMHOLTZ a. a. O. S. 236.) Aber der Versuch mit den Labialpfeifen ist schlagender, weil die Klänge derselben fast vollkommen den

Die nämlichen Erscheinungen, die wir hier während der ganzen Dauer der zusammenklingenden Töne beobachten, können nun auch während eines kleinen Theils dieser Zeit eintreten. Dies geschieht, wenn zwei Töne zusammenklingen, deren Schwingungszahlen sehr wenig von einander verschieden sind. Denken wir uns z. B., zwei Töne differirten um eine Schwingung in der Secunde, und im Beginn des Zusammenklingens seien beide Bewegungen von gleicher Phase, so werden im Anfang der zweiten Secunde wieder gleiche Phasen zusammentreffen, aber im Verlauf der ersten Secunde hat der eine Ton eine ganze, aus Berg und Thal bestehende Schwingung weniger gemacht als der andere: es muss also einmal während dieser Zeit, und zwar nach Verfluss der ersten halben Secunde, ein Berg der einen mit einem Thal der andern Welle zusammengetroffen sein. Hieraus folgt, dass Töne, die um eine Schwingung differiren, einmal in der Secunde, nämlich da wo gleiche Phasen zusammenkommen, durch Interferenz sich verstärken, und einmal, da wo entgegengesetzte Phasen bestehen, durch Interferenz sich schwächen. Sind die Töne um 2, 3, 4 . . . n Schwingungen in der Secunde verschieden, so treten natürlich 2, 3, 4 . . . n solche Ab- und Zunahmen oder Schwebungen des Tones ein. Mittelst der letzteren lassen sich beim Zusammenklingen der Töne noch ausserordentlich geringe Unterschiede der Höhe erkennen. Töne, die wir als absolut gleich empfinden, wenn sie nach einander erklingen, können darum leicht noch an den Schwebungen unterschieden werden.

Die so durch die directe Interferenz der Töne entstehenden Schwebungen sind in der Nähe des Einklangs am deutlichsten unterscheidbar. Sie nehmen dann mit der Zunahme des Intervalls ab und verschwinden, wenn die Intermissionen der Empfindung zu rasch werden. Ausserdem bemerkt man aber noch eine zweite Art von Schwebungen, welche erst deutlich zu werden beginnen, wenn die zwei zusammenklingenden Töne dem Intervall der Octave sich nähern[1]). Die Zahl dieser oberen Stösse, wie man sie zur Unterscheidung von den ersterwähnten als den unteren bezeichnet, entspricht der Differenz der Schwingungszahlen des oberen Tones und der Octave des tieferen. Die Schwebungen verschwinden also hier, wenn die Octave erreicht wird, ähnlich wie die unteren beim Einklang aufhören[2]). Während aber die letzteren in der objectiven Interferenz der Schwingungen ihre Ursache haben, entstehen die oberen Stösse wahr-

Charakter einfacher Klänge haben, wesshalb der Ton hier wirklich verschwindet, während er bei dem von starken Obertönen begleiteten Sirenenklang in die höhere Octave umschlägt.

1) R. König, Poggendorff's Annalen, Bd. 157, S. 181.

2) Während die Zahl m der unteren Schwebungen $= n' - n$ ist, wenn wir mit n und n' die Schwingungszahlen der primären Töne bezeichnen, so sind demnach die oberen Stösse $m' = 2n - n'$.

scheinlich erst im Ohr, da sie, wie ihre Existenz bei reinen, der specifischen Klangfarbe entbehrenden Tönen beweist, nicht von der Interferenz mit Obertönen herrühren können. Doch ist ihre nähere Entstehungsweise noch nicht ermittelt.

Die störende Wirkung der Schwebungen hat ihren Grund in der Umwandlung der stetigen Tonempfindung in eine intermittirende. Bei sehr langsamen Schwebungen macht sich daher die störende Wirkung noch kaum geltend, und sie wächst mit der Zunahme der Schwebungen bis zu einem Maximum, worauf sie schnell abnimmt und bald ganz schwindet, indem die Schwebungen aufhören wahrnehmbar zu sein. Jenes Maximum der Störung liegt etwa bei 30 Schwebungen in der Secunde. Bei dieser oder einer ihr nahe kommenden Geschwindigkeit bringen die Schwebungen ein rasselndes, R-ähnliches Geräusch hervor, wobei wegen der grossen Schnelligkeit, mit der die einzelnen Tonstösse auf einander folgen, eine deutliche Auffassung der Tonhöhe nicht mehr möglich ist. Der Klang verliert also hier seinen Charakter als stetige Empfindung und wird unmittelbar zum Geräusch, welches physikalisch aus einer unregelmässigen Schallbewegung besteht (S. 387 Fig. 108) und physiologisch wahrscheinlich auf der Reizung besonderer Geräuschapparate beruht, während gleichzeitig die Erregung der Tonapparate des Ohrs durch die Schwebungen gestört wird (S. 304). Bei Schwebungen, welche die Zahl 30 erheblich übersteigen, vermag unser Ohr die einzelnen Töne nicht mehr auseinander zu halten. Schon bei 50 Schwebungen wird der intermittirende Charakter der Empfindung sehr undeutlich, und bei 60 ist er gänzlich verschwunden. Die Angabe, dass wir noch viel zahlreichere Intermissionen zusammenklingender Töne, sogar bis zu 132 in der Secunde [1], unterscheiden können, dürfte auf einer Verwechselung mit dem disharmonischen Eindruck beruhen, welchen nicht verwandte Klänge, wenn sie gleichzeitig ertönen, auf uns machen. Wir müssen aber durchaus die Störungen des Zusammenklanges, welche in den Schwebungen ihre Ursache haben, von der Beziehung, in welche die einzelnen Klänge durch ihre Verwandtschaft, nämlich durch die Uebereinstimmung oder Verschiedenheit ihrer Theiltöne treten, unterscheiden. Wir wollen, um Irrthümern dieser Art möglichst vorzubeugen, den Ausdruck Dissonanz auf jene Störungen des Zusammenklanges beschränken, welche durch die Schwebungen, also durch Intermissionen der Empfindung verursacht sind. Consonant nennen wir somit alle Klänge, welche keine für unser Gehör wahrnehmbaren Schwebungen mit einander bilden. Dagegen wollen wir die Bezeichnung der Harmonie für jene Fälle anwenden, wo eine gewisse Zahl von Theiltönen mehrerer Klänge zusammenfällt. Die

---

1) Helmholtz, Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 273.

Begriffe der Consonanz und der Harmonie sind fast immer mit einander vermengt worden, und noch HELMHOLTZ hat die Identität beider Begriffe naturwissenschaftlich zu begründen gesucht, indem er die Disharmonie aus den Schwebungen, also aus dem was wir Dissonanz genannt haben, ableitete, und den Begriff der Harmonie im Grunde nur negativ, als fehlende Dissonanz, bestimmte [1]. Beide sind jedoch wesentlich verschieden. Die Dissonanz kann unter Umständen den störenden Eindruck der Disharmonie verstärken, aber es kann Disharmonie ohne Dissonanz und bis zu einem gewissen Grade sogar Dissonanz ohne Disharmonie bestehen. Die Dissonanz, die grössere oder geringere Rauhigkeit eines Zusammenklanges ist eine der Empfindungsqualität unmittelbar zugehörige Eigenschaft. Die Harmonie dagegen beruht, da sie von der Auffassung der verwandten oder disparaten Beschaffenheit der Klänge ausgeht, auf einem Act der Verbindung der Empfindungen, sie fällt desshalb nicht der reinen Empfindung sondern der Vorstellung zu [2]. Davon dass Töne disharmonisch sein können, ohne eine Spur von Rauhigkeit zu zeigen, überzeugt man sich am besten an den einfachen Klängen auf Resonanzkästen aufgesetzter Stimmgabeln, weil hierbei die Schwebungen von Obertönen vermieden werden. In den mittleren und höheren Lagen der musikalischen Scala ist es leicht, solchen Gabeln eine Schwingungsdifferenz zu geben, bei der die Interferenzen der Töne viel zu rasch auf einander folgen, als dass Schwebungen wahrgenommen werden könnten. Trotzdem bleibt der störende Eindruck der disharmonischen Intervalle bestehen [3]. Anderseits kann man aber auch

---

1) Auf dieser Verwechslung beruht, wie ich glaube, die oben erwähnte Angabe von HELMHOLTZ, der viele andere Beobachter sich angeschlossen haben, dass wir bis zu 132 Intermissionen des Tons in der Secunde noch wahrnehmen können. Beginnt man auf den mittleren und höheren Stufen der musikalischen Scala mit dem Einklang zweier Töne, und verstimmt man dann den einen mehr und mehr, so nimmt die durch die Schwebungen verursachte Rauhigkeit des Tons allmälig zu und dann rasch wieder ab, worauf bald beide Töne wieder continuirlich neben einander klingen. Aber die Disharmonie dauert fort und verschwindet erst, wenn ein durch Klangverwandtschaft ausgezeichnetes Intervall erreicht wurde. Es kann nun begegnen, dass man dieses Fortbestehen der Disharmonie auf eine Fortdauer der Rauhigkeit des Tons, der Dissonanz, bezieht.

2) Die nähere Betrachtung der Harmonie und Disharmonie gehört darum in den nächsten Abschnitt. Vgl. Cap. XII und XIV.

3) Ich habe diese Versuche in folgender Weise ausgeführt. Von zwei gleich abgestimmten Stimmgabeln auf Resonanzkästen wurde die eine durch angeklebte kleine Gewichte allmälig verstimmt, entsprechend wurde der Resonanzkasten derselben durch Ausziehen eines Schiebers aus Pappe in seiner Stimmung verändert. Auf diese Weise konnte leicht das Entstehen der Schwebungen vom Einklang an bis zum Maximum der Rauhigkeit und von da bis zum Verschwinden der Dissonanz verfolgt werden. Unter allen Umständen fand ich so schon bei 50 Schwebungen die Rauhigkeit so undeutlich, dass man an ihrer Existenz zweifeln konnte; über 60 war aber keine Spur von Störung mehr zu bemerken. Auch die umfangreichen Beobachtungen von R. KÖNIG (POGGENDORFF's Annalen, Bd. 157, S. 177 f.) sprechen für diese Grenze. Die Stösse, welche von ihm als noch eben wahrnehmbar bezeichnet werden, schwanken durchgängig um 40

Schwebungen zweier Töne erzeugen, an denen keine Disharmonie bemerkt wird. Dies beruht darauf, dass wir Intermissionen des Tons schärfer auffassen als Unterschiede der Tonhöhe. Zwei Töne können daher Schwebungen mit einander machen, obgleich sie im Einklang zu stehen oder einem harmonischen Intervall anzugehören scheinen. Solche Schwebungen können unter Umständen sogar als Hülfsmittel musikalischer Wirkung dienen, öfter zwar sind sie störend, aber nicht weil durch sie Disharmonie entsteht, sondern weil die zitternde Beschaffenheit des Klangs meistens für den musikalischen Ausdruck nicht angemessen ist. Im allgemeinen achten wir auf leichte Dissonanzen dieser Art nicht viel, so lange nur das Verhältniss der Tonhöhen und die Klangverwandtschaft ungeändert bleiben. Hierauf beruht auch die relativ geringe Belästigung, welche uns die Stimmung der Instrumente nach gleichschwebender Temperatur verursacht. Denn die Abweichungen derselben von der reinen Stimmung üben meistens auf die Empfindung von Tonhöhe und Klangverwandtschaft keinen nennenswerthen Einfluss aus.

Wie einfache Töne mit einander Schwebungen bilden und dadurch Dissonanz erzeugen können, so ist dies auch bei den verschiedenen Partialtönen zusammengesetzter Klänge möglich. Von den einzelnen Bestandtheilen eines Klanges können entweder die Grundtöne mit einander Dissonanz geben; dann ist diese wegen der überwiegenden Stärke des Grundtons so mächtig, dass die Dissonanzen der Obertöne, die hierbei nie fehlen, dagegen verschwinden. Oder es können die Grundtöne consonant sein, aber die Obertöne derselben eine mehr oder weniger scharfe Dissonanz erzeugen. In solchem Falle ist die Dissonanz geringer als im vorigen, und sie richtet sich in ihrer Stärke nach der Intensität der dissonirenden Obertöne, also in der Regel nach der Ordnungszahl derselben, da bei den meisten musikalischen Klängen die Stärke der Obertöne mit der Höhe abnimmt. Endlich können noch die Combinationstöne unter einander oder mit den primären Tönen Schwebungen bilden. Zu Dissonanzen der Obertöne geben gerade solche Klangintervalle leicht Anlass, welche sich einem einfachen Verhältniss der Schwingungszahlen annähern, ohne aber dasselbe vollstän-

---

in der Secunde; darüber hinaus tritt »Rauhigkeit« des Klangs ein, d. h. nach unserer Interpretation Disharmonie ohne eigentliche Dissonanz. Auf die nämliche Grenze führt endlich die Beobachtung der tiefsten Töne hin. Wenn man zwei grosse gedeckte Labialpfeifen, die zwischen dem C von 64 und dem c von 128 Schwingungen in ihrer Stimmung veränderlich sind, auf Grubdton und Quinte (C und G) stimmt, so entsteht ein Differenzton C_1 von 32 Schwingungen, an dem noch eben die Intermissionen der einzelnen Luftstösse bemerklich sind. Bei dem Ton C von 64 Schwingungen ist aber davon keine Spur mehr zu entdecken. Uebrigens ist zu bemerken, dass einfache Töne, auch wenn noch die einzelnen Luftstösse derselben empfunden werden, niemals jene Rauhigkeit zeigen, welche bei den Schwebungen beobachtet wird, und welche eben in dem raschen Wechsel zwischen den zwei dissonirenden Tonen ihre Ursache hat.

dig zu erreichen. Jenen einfachen Intervallen entsprechen nämlich regelmässig übereinstimmende Obertöne. So ist z. B. für das Verhältniss Grundton und Quinte (*c* : *g*) die Duodecime des Grundtons (*g'*) zugleich die Octave der Quinte, also ein coincidirender Oberton beider Klänge. Werden nun die beiden Töne um einige Schwingungen verstimmt, so werden desshalb zwischen den beiden Grundtönen keine Schwebungen bemerkt, aber die Obertöne *g'* sind für beide Klänge nicht mehr identisch, sie müssen daher Schwebungen mit einander bilden, deren Zahl genau der Anzahl von Schwingungen entspricht, um welche die beiden Grundtöne von einander abweichen. In einem ähnlichen Verhältniss stehen noch weitere Obertöne der beiden Klänge. So findet man z. B. für das Verhältniss Grundton und Quinte, dass ausser der Duodecime oder dem dritten Partialton des Grundtons noch der 5te, 7te, 9te u. s. w. mit dem 4ten, 6ten, 8ten u. s. w. der Quinte zusammenfällt. Alle diese Obertöne bilden daher auch, sobald sie nicht mehr genau coincidiren, Schwebungen. Mehrere neben einander herlaufende Klänge müssen also um so genauer in ihren Grundtönen auf harmonische Intervalle gestimmt sein, je mehr sie von Obertönen begleitet sind. Die Consonanz der Obertöne ist desshalb das hauptsächlichste Mittel, um Klänge nach harmonischen Intervallen zu stimmen, ein Umstand, welcher die häufige Verwechslung von Consonanz und Harmonie theilweise erklärt[1].

Eine weitere Erscheinung, durch welche namentlich bei den tieferen Tönen die Zusammenklänge eine verwickeltere Beschaffenheit annehmen können, besteht darin, dass sich die Schwebungen ebenfalls zu einem Tone verbinden. Es geschieht dies immer dann, wenn erstens ihre Zahl so gross ist, dass die untere Grenze der Tonempfindungen erreicht wird, und wenn zweitens die zusammenklingenden Töne eine hinreichende Stärke besitzen. Es entstehen dann die von R. König untersuchten Stosstöne[2]. Sie sind nichts anderes als Schwebungen, welche gleichzeitig den Toncharakter besitzen, und welche die tieferen Combinationstöne, mit denen sie zum Theil zusammenfallen, wesentlich verstärken können. Da sie nur entstehen, so lange Schwebungen existiren, so sind sie allein bei den tiefsten Tönen nahezu bei allen Intervallen innerhalb der Octave hörbar. Bei höheren Tönen bemerkt man sie, wie die Schwebungen, nur in der Nähe des Einklangs und der Octave, wo sie den oben (S. 404) erwähnten unteren und oberen Schwebungen entsprechen. Von den Combinationstönen unterscheiden sich die Stosstöne durch ihre viel grössere Stärke; denn sie können, während die eigentlichen Combinationstöne

1) Ueber die Dissonanz der Obertöne bei verschiedenen Intervallen vgl. Helmholtz a. a. O. S. 287 f.

2) R. König a. a. O. S. 193 f.

immer sehr schwach sind, nahezu die Stärke der primären Töne erreichen. Auch entsprechen nur den unteren Stosstönen, nicht aber den oberen gleichzeitig entstehende Combinationstöne von der nämlichen Schwingungszahl. Natürlich fällt wo letzteres der Fall ist der Stosston mit dem Combinationston zusammen. Trotzdem muss den Stosstönen, da sie durchaus nur an das Auftreten von Schwebungen gebunden sind, eine andere Entstehungsweise zu Grunde liegen. Während die Combinationstöne objectiven Ursprungs sind, entstehen die Stosstöne höchst wahrscheinlich erst in unserm Ohr, dadurch dass die plötzlichen Intermissionen der Schallbewegung in den schwingungsfähigen Theilen des Ohres selbständige Schwingungen auslösen.

Den von Tartini entdeckten Combinationstönen wurde früher nach dem Vorgange von Thomas Young ein subjectiver Ursprung zugeschrieben, bis Helmholtz nachwies, dass sowohl die Differenztöne wie die von ihm aufgefundenen Summationstöne auf einem objectiven Vorgange beruhen, der bei allen Schwingungen von grösserer Amplitude, für welche das Princip der Superposition der Wellen nicht mehr gilt, eintreten muss. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass den von R. König näher beobachteten Stosstönen jene Bedeutung zukommt, welche Young den Combinationstönen zuschrieb, wobei aber der wichtige Unterschied besteht, dass die Stosstöne überhaupt nur so lange merklich sind, als Schwebungen existiren, während die Differenztöne im Gegentheil bei den Intervallen hoher Töne stärker werden. Trotz dieser und der andern schon oben hervorgehobenen Unterschiede hat Preyer wieder die Combinationstöne mit den Stosstönen zusammengeworfen und ist damit zugleich zu der älteren Ansicht zurückgekehrt, dass sie subjectiven Ursprungs seien. Die oberen Stosstöne, die dieser Ansicht vor allem im Wege stehen, betrachtet Preyer als hervorgebracht durch die Schwebungen des höheren Tons mit dem ersten Oberton (der Octave) des tieferen, obgleich König auch diese oberen Stösse bei reinen Stimmgabelklängen beobachtete. Um darzuthun, dass auch in den letzteren der erste und die nächsten Obertöne vorkommen, liess sich Preyer sehr empfindliche Stimmgabeln auf Resonanzkästen anfertigen, welche auf die nachzuweisenden Obertöne abgestimmt waren. Hierbei ergab sich nun in der That, dass die Probegabeln in Mitschwingungen geriethen, wenn ihr Ton eine oder zwei Octaven höher war als derjenige der zu prüfenden Gabel[1]. Diese Versuche sind aber desshalb nicht beweisend, weil eine empfindliche Stimmgabel nicht bloss dann in Mitschwingungen geräth, wenn sie von Stössen getroffen wird, die ihrem eigenen Ton entsprechen, sondern auch dann, wenn dieser ihr eigener Ton die doppelte, drei- oder vierfache Zahl von Schwingungen besitzt. Der entscheidende Beweis hierfür liegt in folgendem Versuch. Man lasse durch eine elektromagnetische Stimmgabel A, wie sich deren Helmholtz[2]) zu seinen Versuchen über die Zusammensetzung der Vocalklänge bediente, die Unterbrechungen eines galvanischen Stromes bewirken, in dessen Drahtleitung der Elektromagnet einer zweiten kleineren und sehr leicht erregbaren Stimmgabel B aufgenommen ist.

1) Preyer, Akustische Untersuchungen, S. 18 f.
2) Lehre von den Tonempfindungen, 2. Aufl., S. 186.

Beide Stimmgabeln seien so abgestimmt, dass *B* der Octave, Duodecime oder Doppeloctave von *A* entspricht, zugleich aber so weit von einander entfernt, dass an ein directes Mitschwingen der Gabel *B* durch die von *A* ausgehenden Schallwellen nicht zu denken ist. In diesem Fall bilden nur die abwechselnden Magnetisirungen des den Zinken der Gabel *B* genäherten Elektromagneten die Bewegungsimpulse für diese Gabel: gleichwohl geräth dieselbe in dem Moment, in welchem man die Schwingungen von *A* beginnen lässt, in Mitschwingungen. Wenn nun magnetische Impulse von der Schwingungszahl $^1/_2$, $^1/_3$ oder $^1/_4$ eine empfindliche Stimmgabel in Schwingungen versetzen, so müssen Schallimpulse selbstverständlich die nämliche Wirkung hervorbringen können. Damit werden zugleich alle weiteren von Preyer mittelst dieser Methode der Klanganalyse abgeleiteten Folgerungen hinfällig. Uebrigens hat selbst bezüglich der Zerlegung der Klänge durch Resonatoren H. Grassmann [1]) bereits angedeutet, dass es im allgemeinen so lange zweifelhaft sei, ob die durch die Resonatoren gefundenen Töne auch unabhängig von ihnen existiren, als es nicht gelinge den betreffenden Partialton in dem unveränderten Klang zu bemerken.

4. Lichtempfindungen.

Unsere Lichtempfindungen unterscheiden wir nach drei veränderlichen Bestimmungen: 1) Nach der Qualität der Farbe oder dem Farbenton. 2) Nach der Sättigung der Farbe oder der Farbenstufe. Unter der letzteren verstehen wir den Grad, in welchem sich mit einer Farbenempfindung die farblose Lichtempfindung verbindet [2]). Wir nennen nämlich eine Farbe um so gesättigter, je weniger farbloses Licht (Weiss, Grau oder Schwarz) ihr beigemischt ist; das Weiss selbst nebst seinen Intensitätsabstufungen bis zum Schwarz kann in diesem Sinne als der geringste Sättigungsgrad einer jeden Farbe betrachtet werden. 3) Nach der Lichtintensität oder der Stärke der Empfindung. Von diesen drei Modalitäten der Lichtempfindung ist im allgemeinen die erste, der Farbenton, von der Wellenlänge, die zweite, die Farbenstufe, von der Beimengung von Licht anderer Wellenlänge, die dritte, die Lichtstärke, von der Schwingungsamplitude abhängig. Wir wollen diese drei Eigenschaften vorläufig so untersuchen, als wenn sie, ähnlich etwa wie die Höhe und Stärke eines Klangs, völlig unabhängig von einander variirt werden könnten, obgleich dies, wie wir später sehen werden, nicht der Fall ist, da die Lichtstärke die Sättigung und diese wieder die Farbenqualität verändert. Von diesen Einflüssen zunächst absehend werden wir

1) Wiedemann's Annalen, Bd. 1, S. 606.

2) Aubert (Grundzüge der physiologischen Optik, S. 517) hat zur Bezeichnung der Sättigung einer Farbe das Wort Farbennuance vorgeschlagen. Da aber dieses Wort seit langer Zeit von vielen Autoren im nämlichen Sinne wie Farbenton gebraucht wird, so sei es erlaubt statt dessen den solchen Verwechslungen minder ausgesetzten und vielleicht auch an und für sich bezeichnenderen Ausdruck Farbenstufe zu gebrauchen.

demnach der Untersuchung der Qualität hier nur die einfachen oder gesättigten Farben zu Grunde legen, das Weiss aber, obgleich es mit demselben Recht wie jede Farbe als eine Empfindungsqualität betrachtet werden kann, soll erst bei der Sättigung zur Sprache kommen, weil es innerhalb der Abstufungen einer Farbe den der vollkommenen Sättigung gegenüberstehenden Grenzfall bildet. Endlich die Intensitätsabstufungen des Weiss werden nebst den Intensitäten der Farben an dritter Stelle besprochen werden.

Es gibt nur einen einzigen Weg, um einfache Farbenempfindungen in vollständiger Sättigung herzustellen: er besteht in der Zerlegung des gewöhnlichen gemischten oder weissen Lichtes durch Brechung in die einzelnen einfachen Lichtarten von verschiedener Wellenlänge und Brechbarkeit [1]). Lässt man durch einen Spalt im Fensterladen eines verdunkelten Zimmers einen Sonnenstrahl auf ein dreiseitiges Flintglasprisma fallen, so wird der weisse Strahl in Folge der verschiedenen Brechbarkeit der Lichtarten von verschiedener Wellenlänge, die ihn zusammensetzen, in eine Reihe farbiger

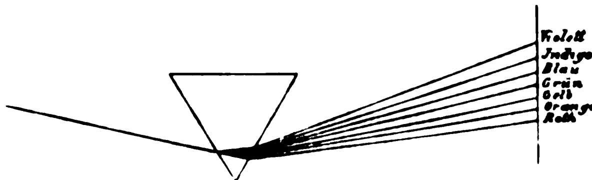


Fig. 111.

Strahlen, ein Spektrum, aufgelöst. Das Licht von der grössten Wellenlänge wird am schwächsten, das Licht von der kleinsten am stärksten gebrochen. Jenes empfinden wir Roth, dieses Violett, und zwischen beiden folgen Orange, Gelb, Grün, Blau [2]), Indigblau stetig auf einander (Fig. 111) [3]).

---

1) Die Zerlegung durch Beugung oder Interferenz liefert keine hinreichend vollständige Trennung und daher keine vollkommen gesättigten Farben.

2) Für das reine Blau wird häufig der Ausdruck Cyanblau (Cyaneum nach NEWTON) angewandt.

3) Die folgende kleine Tabelle enthält die aus den Interferenzversuchen berechneten Wellenlängen in Hunderttausendtheilen eines Millimeter und die entsprechenden Schwingungszahlen in Billionen auf die Secunde. Die FRAUNHOFER'sche Linie, aus deren Umgebung der Farbenton genommen wurde, ist in Klammer beigefügt.

		Wellenlänge.	Schwingungszahl.
Roth	(*B*)	6878	450
Roth	(*C*)	6364	472
Gelb	(*D*)	5888	526
Grün	(*E*)	5260	589
Blau	(*F*)	4843	640
Indigblau	(*G*)	4291	722
Violett	(*H*)	3928	790

Ein in der Richtung der aus dem Prisma austretenden Strahlen blickendes Auge nimmt diese Farbenreihe unmittelbar als ein subjectives Spektrum wahr. Bringt man an Stelle des Auges eine Sammellinse von geeigneter Stärke und hinter dieser einen weissen Schirm an, so wird auf dem letzteren ein objectives Spektrum in Form eines farbigen Bandes entworfen. Durch wiederholte Brechung in mehreren hinter einander aufgestellten Prismen lassen sich die einzelnen Spektralfarben noch vollständiger von einander isoliren[1]. Alle auf anderem Wege, nicht durch Zerlegung des Sonnenlichtes, gewonnenen Farben besitzen keine vollständige Sättigung, so also namentlich auch diejenigen, welche in Folge der Absorption entstehen, die gewisse Strahlen des weissen Lichtes bei der Brechung und Reflexion erfahren. Von farbigen Gläsern oder farbigen Pigmenten kommt daher immer Licht verschiedener Brechbarkeit, wie durch Zerlegung solchen Lichtes mittelst des Prismas sich zeigen lässt.

Die einfachen Farben des prismatischen Spektrums bilden eine Reihe stetig in einander übergehender Empfindungen. Die Mannigfaltigkeit der einfachen Farben kann demnach, ähnlich der Tonreihe, durch eine Linie dargestellt werden. Jede qualitativ bestimmte Farbenempfindung bildet einen Punkt dieser Linie, von welchem man stetig durch allmälige Uebergänge zu jedem beliebigen andern Punkte derselben gelangen kann. Aber die Farbenlinie unterscheidet sich von der Tonlinie zunächst dadurch, dass eine bestimmte, den Abstufungen des äusseren Reizes entsprechende Stufenfolge der Empfindungen nicht nachweisbar ist. Eine Farbenscala, in dem Sinne wie es eine Tonscala gibt, existirt nicht. Wollten wir die Farbenreihe in ähnlicher Weise quantitativ abstufen wie die Tonreihe, so könnten wir dazu nicht endliche Intervalle sondern, wie bei der Intensitätsmessung der meisten Empfindungen, nur minimale Unterschiede verwenden[2]. Sodann zeigen die Farbenempfindungen die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, dass die zwei an den beiden Enden des Spektrums stehenden Farben, das Roth und Violett, in ihrer qualitativen Beschaffenheit sich wieder einander nähern, demnach sich ähnlich verhalten wie zwei im Spektrum be-

---

Durch Abblendung des übrigen Spektrums lässt sich noch eine kleine Strecke jenseits der dunkeln Linie *L*, welche das gewöhnlich sichtbare Violett begrenzt, eine Farbe erkennen, das Ultraviolett, welches bis zu einer Linie *R* reicht, die einer Wellenlänge von 3108 (Schwingungszahl 912) entspricht. Das Roth lässt sich unter günstigen Umständen bis zu einer Linie *A* mit der Wellenlänge 7617 (Schwingungszahl 412) erkennen. Im Spektrum des Rubidiumdampfes erscheinen aber noch etwas jenseits von *A* zwei intensiv rothe Linien.

1) Die bezüglichen Methoden vgl. bei Helmholtz, Physiologische Optik, S. 261 f.

2) Nach diesem Princip, nicht nach der Analogie mit der Tonscala, wie es mehrfach geschehen ist (Newton, Optice lib. I, pars II, Tab. III, Fig. 11. Helmholtz, Physiol. Optik, Taf. IV, Fig. 1), müssten die einzelnen Farbentöne des Spektrums nach ihrer Breite bestimmt werden, wenn man eine der Abstufung der Empfindung entsprechende Reihe erhalten wollte. (Siehe hierüber unten.)

nachbarte Farben, z. B. Roth und Orange oder Blau und Indigblau. Die Farben bilden also nicht, wie die Töne, eine Linie, die immer in derselben Richtung fortschreitet, sondern das Ende dieser Linie nähert sich wieder ihrem Anfang. Dies bedeutet offenbar, dass die genannte Linie keine gerade ist, sondern eine irgendwie gekrümmte oder geknickte Form hat. Die Verwandtschaft zwischen den beiden Endfarben des Spektrums tritt am deutlichsten darin zu Tage, dass, wenn man dieselben mischt, eine Farbe entsteht, welche alle möglichen Uebergangstöne zwischen Roth und Violett enthält. Diese Farbe ist das Purpur. Dasselbe liegt dem Roth näher, wenn in der Mischung das Roth überwiegt (Karmesinroth), es nähert sich dem Violett, wenn von dieser Farbe mehr in die Mischung eingeht (eigentliches Purpur). Hiernach lässt sich die Mannigfaltigkeit der einfachen Farben als eine gekrümmte Linie darstellen, deren Enden sich nähern, am einfachsten als eine Kreislinie, der ein kleines Bogenstück zum vollständigen Kreise fehlt: nimmt man die durch Mischung der Endfarben des Spektrums erzeugbaren Farbentöne hinzu, so wird damit auch dieser Bogen ergänzt. Unsere Farbenempfindungen bilden nun eine in sich zurücklaufende Linie. Hiermit hängt ein weiterer Unterschied der Farben- von den Tonempfindungen zusammen. Die Farbenlinie lässt sich nicht wie die Tonlinie nach beiden Richtungen ins unendliche fortgesetzt denken, sondern der Umfang der Farbenempfindungen ist ein in sich begrenzter. Ja es scheint, als wenn, falls wir uns die Veränderungen des Violett und des Roth, wie sie gegen die Enden des Spektrums hin stattfinden, weiter fortgeführt denken wollten, dies nur in der Richtung der Farbentöne des Purpur geschehen könnte. Doch mag es sein, dass dies mehr auf Erfahrung als auf ursprünglicher Empfindung beruht [1]. Uebrigens ist der Kreis zwar die einfachste Form, die wir für die Farbenlinie voraussetzen können, aber keineswegs die einzige; eine Ellipse oder irgend eine andere gegen ihren Ausgangspunkt zurücklaufende Curve, ja eine geknickte, irgendwie aus gekrümmten oder geraden Theilen zusammengesetzte Linie, z. B. ein geradliniges Dreieck, würde sie ebenso gut darstellen. Bedingung bei allen diesen Darstellungen bleibt nur, dass die beiden Enden sich wieder nähern und, wenn man die Ergänzung durch Purpur hinzu nimmt, in einander übergehen. Die purpurnen Farbentöne sind aber zugleich die einzigen

[1] Die gewöhnlich nicht sichtbaren brechbarsten Strahlen des Spektrums, die aber bei Ausschluss alles andern Lichtes sichtbar gemacht werden können, die übervioletten Strahlen, erscheinen allerdings nicht purpurfarben, sondern bläulicher als das eigentliche Violett. Aber dies ist kein Widerspruch gegen die Annahme eines Zurücklaufens der Farbencurve. Denn jener bläuliche Farbenton wird durch die Fluorescenz der Netzhaut bedingt, welche bei den übervioletten Strahlen im Verhältniss zur Intensität der Empfindung ihre grösste Stärke erreicht. Das Fluorescenzlicht ist nämlich weisslich, Weiss mit Violett gemischt gibt aber einen bläulichen Farbenton.

unter allen Mischfarben, denen keine der einfachen Farben des Spektrums gleich ist. Mit der Ergänzung durch Purpur stellt also unsere Farbenlinie alle überhaupt möglichen gesättigten Farbenempfindungen dar.

Will man die Farbenlinie ohne Rücksicht auf die später zu besprechenden Mischungserscheinungen, bloss nach der Abstufung der Empfindung construiren, so ist der Kreis die einfachste Form, weil der Kreis die einfachste in sich zurücklaufende Linie ist. Es bleibt dann aber noch die Ausdehnung, die den einzelnen Farbentönen gegeben werden soll, willkürlich. Sollte hierfür aus der unmittelbaren Empfindung ein Mass genommen werden, so würde, da wir eine Empfindung für die Abstufung endlicher Farbenintervalle nicht besitzen, nur übrig bleiben, ähnlich wie bei der Abstufung der Empfindungsintensität, von der Empfindung für minimale Unterschiede auszugehen. Nun herrscht im Gelb die grösste Empfindlichkeit für den Wechsel des Farbentons, dann kommt Blau und Blaugrün; im Grün ist dieselbe geringer, und ebenso nimmt sie gegen das violette und rothe Ende des Spektrums bedeutend ab. Die grösste Bogenlänge auf dem Farbenkreis würden daher einerseits das Gelb, anderseits das Blau, die kleinste das Roth und Violett und nach ihnen das Grün einnehmen. Es sind dies die nämlichen Farben, welche, wie wir unten sehen werden, auch bei den Erscheinungen der Farbenmischung eine ausgezeichnete Rolle spielen. In Fig. 112 ist diese Abstufung durch die Breite der einzelnen Sectoren angedeutet. Genauer ergeben Versuche von Dobrowolsky folgende Verhältnisszahlen für die Unterschiedsempfindlichkeit der einzelnen Farbentöne:

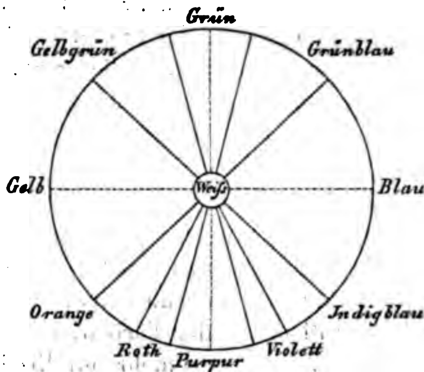


Fig. 112.

Im Roth (Linie *B*—*C*)	Orange (*C*—*D*)	Gelb (*D*)	Gelbgrün (*D*—*E*)
$^1/_{115}$—$^1/_{167}$	$^1/_{331}$	$^1/_{772}$	$^1/_{246}$

Grün (*E*)	Grünblau (*E*—*F*)	Blau (*F*)	Indigblau (*G*)	Violett (*G*—*H*) [1]
$^1/_{340}$	$^1/_{615}$	$^1/_{740}$	$^1/_{272}$	$^1/_{146}$

1) Dobrowolsky, Archiv f. Ophthalmologie, XVIII, 1. S. 66. Durchgängig kleiner sind die Zahlen, welche früher Mandelstamm erhielt, ebend. XIII, 2. S. 399. Ueber die angewandten Methoden vgl. Snellen und Landolt, in Graefe und Saemisch's Handbuch der Augenheilkunde, III, 1. S. 39f. und die kurze Darstellung in meinem Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., S. 665f.

Die in diesen Zahlen ausgedrückte Beziehung lässt sich auch noch in folgender Weise zur Darstellung bringen. Man denke sich die Bogenstücke des Farbenkreises, durch welche die Unterschiedsempfindlichkeit gemessen wird, in senkrechte Ordinaten verwandelt und auf eine Abscissenlinie aufgetragen, deren Einheiten eben merkliche Unterschiede der Empfindung sind. Jede Ordinate soll demnach jenem Unterschied der Wellenlängen, welcher eine eben merkliche Aenderung der Empfindung herbeiführt, umgekehrt proportional sein. Man erhält so eine Curve, die sich beim Roth erhebt, beim Gelb ihr erstes Maximum erreicht, dann im Grün zu einem relativen Minimum fällt, im Blau zu einem zweiten Maximum steigt und endlich im Violett wieder sinkt. Die drei niedrigsten Punkte dieser Curve entsprechen der Anfangs- und Endfarbe sowie der mittleren Farbe des Spektrums.

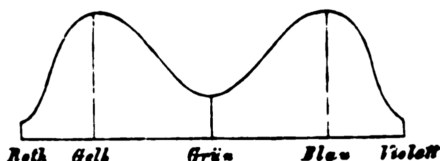


Fig. 113.

Einzelne der einfachen Farben werden in der Sprache durch ältere und ursprünglichere Bezeichnungen unterschieden als die übrigen. Sie sind Hauptfarben (auch Principalfarben) genannt worden, während man ihnen die andern als Uebungsfarben gegenübergestellt. Als solche Hauptfarben treten deutlich durch ihre charakteristischen Namen Roth, Gelb, Grün und Blau uns entgegen. Da die Uebergangsfarben zwischen je zwei Hauptfarben liegen, so ist es selbstverständlich, dass sie jeder derselben verwandter sind, als diese unter sich sind, und dass sie daher auch in der Empfindung als Zwischenstufen aufgefasst werden. Auch dies hat in den sprachlichen Bezeichnungen, wie Violett (Veilchenblau), Orangegelb, Gelbgrün u. s. w., seinen Ausdruck gefunden. Hieraus darf aber offenbar noch nicht geschlossen werden, dass in unserer unmittelbaren Empfindung die Hauptfarben einen von den Uebergangsfarben specifisch verschiedenen Charakter besitzen, sondern da die Hauptfarben, wie die Geschichte der Sprache wahrscheinlich macht, von gewissen ausgezeichneten Objecten, wie z. B. das Grün von dem grünen Pflanzenfarbstoff, das Roth von dem Blutroth, ihre frühen Namen erhalten haben, so scheinen vielmehr bestimmte Sinneseindrücke die Wahl der Hauptfarben veranlasst zu haben, worauf dann von selbst den übrig bleibenden die Rolle von Uebergangsfarben zufallen musste. Nur der Umstand, dass es gerade vier Hauptfarben gibt, muss in der subjectiven Natur der Empfindung eine gewisse Grundlage haben, da je zwei benachbarte Hauptfarben einander nahe genug sein müssen, damit bei allen zwischenliegenden Farben eine Verwandtschaft mit beiden merklich werde. Wenn wir

die Farbenreihe als eine in sich zurücklaufende Curve betrachten, bei der man von unmerklichen zu merklichen und dann zu immer mehr übermerklichen Unterschieden übergeht, so lässt es sich im allgemeinen begreifen, dass es für jeden Punkt derselben einen andern geben müsse, der einer Empfindung von der grösstmöglichen qualitativen Verschiedenheit entspricht. Bei der oben angedeuteten Ausmessung der Bogenlängen des Farbenkreises nach Graden der Unterschiedsempfindlichkeit sind aber, wenn man sich die Ergänzung durch Purpur hinzu denkt[1]), als Punkte der grössten Farbendifferenz offenbar solche zu betrachten, welche von den Enden je eines Kreisdurchmessers berührt werden, und die vier Hauptfarben erhält man, wenn zuerst das zwischen den Enden des Spektrums gelegene Purpur mit der ihm gegenüberliegenden mittleren Spektralfarbe Grün durch einen Durchmesser verbunden und ausserdem der hierauf senkrechte Durchmesser gezogen wird: der letztere trifft dann die zwei weiteren Hauptfarben Gelb und Blau (Fig. 112). Das Purpur statt des Roth zu wählen, dürfte desshalb gerechtfertigt sein, weil es die gleich ausgeprägte Differenz zu den drei anderen Hauptfarben zeigt, während mit demselben die Anfangs- und die Endfarbe des Spektrums in gleichem Masse verwandt erscheinen. Ist e i n e Hauptfarbe bestimmt, so sind dann die drei andern von selbst als diejenigen gegeben, die auf dem nach Einheiten der Unterschiedsempfindlichkeit construirten Farbenkreis um je 90° von einander entfernt sind.

Die F a r b e n s t u f e besteht in jener Eigenthümlichkeit der Lichtempfindung, welche durch die mehr oder weniger bedeutende Beimengung der farblosen Empfindung zu einer reinen Farbenempfindung bedingt wird. Das Weiss lässt sich als der geringste Grad der Sättigung jeder möglichen Farbenempfindung betrachten, und als gleichbedeutend mit Weiss müssen in dieser Beziehung dessen verschiedene Intensitätsabstufungen, Grau und Schwarz, gelten. Der Begriff einer gesättigten Farbe hat übrigens durchaus nur eine subjective Bedeutung, und die Empfindung der Farbenstufen ist daher in hohem Grade von unserer wechselnden Empfindlichkeit abhängig. Ist z. B. das Auge für Licht von einer gewissen Farbe abgestumpft, so kann uns eine geringe Beimengung derselben entgehen: es kann also ein etwas gefärbtes Licht vollkommen weiss erscheinen. Auf der andern Seite besitzen die Empfindungen, welche die reinen Spektralfarben im unermüdeten Auge erzeugen, nicht die grösste Sättigung, welche einer

---

1) Um für das Purpur die entsprechenden Werthe der Unterschiedsempfindlichkeit zu gewinnen, müsste man die minimalen Mischungsänderungen von Roth und Violett als Masse der Unterschiedsempfindlichkeit benutzen; es liegen jedoch hierüber noch keine Versuche vor.

Farbe überhaupt zukommen kann. Ist z. B. das Auge für grünes Licht ermüdet, so erscheint das spektrale Roth in den ersten Augenblicken der Betrachtung gesättigter, als es gewöhnlich vom unermüdeten Auge gesehen wird. Der Begriff der Sättigung ist also ein Grenzbegriff, dem sich unsere realen Empfindungen mehr oder weniger annähern können, ohne dass von einer bestimmten Empfindung sich sagen liesse, dass sie absolut gesättigt sei. Wenn wir die reinen Spektralfarben, wie sie dem unermüdeten Auge erscheinen, zum Mass gesättigter Farbenempfindungen nehmen, so hat dies nur die Bedeutung, dass sie unter unsern wirklichen Empfindungen in der That im allgemeinen am meisten gesättigt sind. Weiss, Grau oder Schwarz aber nennen wir alle jene Empfindungen, in denen keine farbige Beimengung mehr wahrnehmbar ist.

Die gewöhnliche Art, durch welche aus gesättigten Empfindungen solche von geringerem Sättigungsgrade entstehen, besteht in der Mischung der gesättigten Farben. Es ist dies zugleich der einzige Weg, auf welchem, wenn die Empfindlichkeit der Netzhaut ungeändert bleibt, die Farbenstufe ohne gleichzeitige Aenderung der Reizstärke geändert werden kann, der einzige also, der hier überhaupt in Frage kommt, da uns der Einfluss der Empfindungsintensität auf die Qualität der Farbenempfindung erst später beschäftigen soll.

Eine Mischung gesättigter oder nahehin gesättigter Farben lässt sich nach verschiedenen Methoden bewerkstelligen. Man kann entweder direct Spektralfarben mischen, indem man die einzelnen Strahlen des prismatischen Spektrums wieder durch Brechung vereinigt, oder man kann das von Pigmenten reflectirte Licht mischen, wobei freilich die in die Mischung eingehenden Componenten niemals die Sättigung der Spektralfarben besitzen. Statt der directen Mischung der Aetherwellen lassen sich aber auch gleichsam die Empfindungen mischen, indem man mittelst des Farbenkreisels in sehr rascher Zeitfolge auf eine und dieselbe Stelle der Netzhaut verschiedenartige Eindrücke einwirken lässt. Nach allen diesen Methoden findet man zunächst, dass die Mischung aller Spektralfarben in dem Intensitätsverhältniss, wie sie das Sonnenspektrum darbietet, Weiss erzeugt, eine Thatsache, welche nur den aus der Zerlegung des gemischten Sonnenlichtes in die einzelnen Spektralfarben folgenden Schluss bestätigt. Man findet aber ferner, dass derselbe Erfolg durch eine geringere Anzahl, ja bei geeigneter Wahl durch zwei einfache Farben bereits herbeigeführt werden kann. Zwei Farben, die im Spektrum einander nahe stehen, geben nämlich zusammen gemischt einen Farbenton, der auch in der Reihe der Spektralfarben zwischen ihnen gelegen ist; dieser nimmt, wenn die Farben weiter auseinander rücken, allmälig eine weissliche Beschaffenheit an, und bei einem bestimmten Unterschiede der Mischfarben geht, wenn dieselben

in den geeigneten Intensitätsverhältnissen zusammenwirken, die resultirende Farbe in Weiss über. Wählt man die Distanz der Spektralfarben noch grösser, so entsteht dann wieder eine Farbe, diese liegt aber nicht mehr in der Mitte zwischen den beiden Mischfarben, sondern zwischen der zweiten (brechbareren) Farbe und dem Ende des Spektrums, oder sie ist, wenn die Enden des Spektrums selber gemischt werden, Purpur. Jene Farben nun, welche in den geeigneten Intensitätsverhältnissen mit einander gemischt Weiss geben, nennt man Ergänzungsfarben (Complementärfarben). Auf diese Weise findet man, dass

Roth und Grünblau,
Orange und Blau,
Gelb und Indigblau,
Grüngelb und Violett

einander complementär sind[1]). Das Grün des Spektrums hat keine einfache Farbe sondern Purpur zur Complementärfarbe. Aus dieser Zusammenstellung folgt nach dem obigen von selbst, dass Roth mit einer vor Grünblau gelegenen Farbe, z. B. Grün, gemischt, je nachdem Roth oder Grün mehr überwiegt, successiv Orange, Gelb, Gelbgrün gibt, dass dagegen Roth mit Blau gemischt Indigblau oder Violett hervorbringt, und ähnlich bei den übrigen Farben. Aus diesen Thatsachen lassen sich nun sogleich Bedingungen entwickeln, durch welche die Gestalt der Farbenlinie, statt wie oben nach der Abstufung der Farbenempfindung, vielmehr nach dem gegenseitigen Verhalten der einzelnen einfachen Farben bei Mischungen näher bestimmt wird. Man kann z. B. die Farbenlinie so construiren, dass je zwei Complementärfarben durch eine gerade Linie von constanter Länge verbunden werden: dann wird sie wieder zu einem Kreise. In diesem entsprechen aber den einzelnen Farbentönen andere Bogenlängen, als wenn man, wie oben, die Unterschiedsempfindlichkeit zum Masse nimmt. Sucht man ferner dem Mischungsgesetz einen quantitativen Ausdruck in der Farbencurve zu geben, so kann dies folgendermassen geschehen. Man stellt die Bedingung, dass, wie im Farbenkreis, alle zwischen je zwei Complementärfarbenpaaren gezogenen Geraden in einem einzigen Punkte sich schneiden, dagegen sollen diese Geraden nicht mehr einander gleich sondern so bestimmt sein, dass die Entfernung je einer Complementärfarbe vom Durchschnittspunkt umgekehrt proportional ist der Intensität, in welcher sie, spektrale Sättigung vorausgesetzt, angewandt werden muss, um Weiss zu erzeugen; oder mit andern Worten: die Theile der Geraden, welche zu beiden Seiten des Durchschnittspunktes liegen, sollen der complementären Wirksamkeit der entsprechenden Spektralfarben direct

1) Grassmann, Poggendorff's Annalen, Bd. 89, S. 78.

proportional sein. Unter dieser Bedingung erhält man die in Fig. 144 dargestellte Curve, welche einem Dreieck sich nähert, aber statt des Winkels an der Spitze (bei G) einen Bogen hat. Die Grundlinie zwischen R und V entspricht dem Purpur (P). W ist der Durchschnittspunkt aller Geraden, die je zwei Complementärfarben verbinden. Diese werden sämmtlich durch den Punkt W so getheilt, dass z. B. $V \cdot VW = G' \cdot G'W$ ist, wenn V die Intensität des Violett, G' die des complementären Gelbgrün bedeutet, während VW und $G'W$ die geradlinigen Entfernungen der Punkte V und G' der Farbencurve von W bezeichnen. Man kann sich, wie dies schon Newton[1]) gethan hat, die in W zusammenlaufenden Linien als Hebelarme vorstellen, an welchen die einzelnen Farben als Gewichte wirken: dann bedeutet W den Schwerpunkt des Farbensystems, und die Bedingung für die Wahl complementärer Farbenintensitäten ist, dass diese als Kräfte betrachtet mit einander im Gleichgewicht stehen müssen.

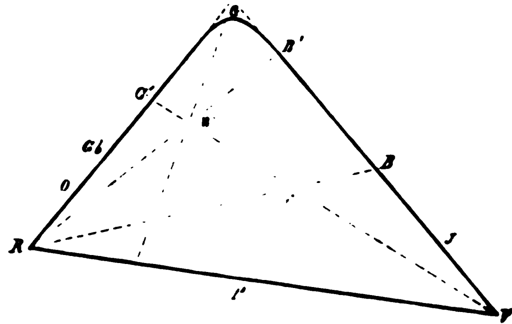


Fig. 144.

Durch die hier gewählte Form der Curve wird noch eine weitere Thatsache ausgedrückt, die bei der Farbenmischung zur Geltung kommt. Mengt man nämlich zwei Spektralfarben, die nahe bei einander und zugleich nahe dem einen oder andern Ende des Spektrums liegen, so hat die resultirende Mischfarbe spektrale Sättigung. Spektrales Roth und Gelb ($R + Gb$) gemischt geben also ein spektrales Orange (O), ebenso spektrales Violett und Blau ($V + B$) ein spektrales Indigblau (J). Dies ist aber nicht mehr der Fall bei den Farben, die der Mitte des Spektrums, dem Grün, sich nähern. Hier entsteht durch die Mischung nahe stehender Farben immer ein minder gesättigter, also weisslicherer Farbenton, als ihn die zwischenliegende Spektralfarbe besitzt. Demgemäss verläuft die Curve einerseits vom Roth bis zum Gelbgrün (R bis G'), anderseits vom Violett bis zum Blaugrün (V bis B') geradlinig, in der Gegend des Grün aber ist sie gebogen.

Die Modificationen, welche der Farbencurve gegeben werden müssen, um das Verhalten der Farben in Mischungen auszudrücken, führen un-

1) Optice lib I, pars II, prop. VI.

mittelbar zur Ergänzung derselben durch die gleichzeitige Darstellung der möglichen Sättigungsgrade. Bleiben wir beim Farbenkreis stehen, so lässt sich der Mittelpunkt desselben, in welchem sich alle je zwei Complementärfarben verbindende Durchmesser schneiden, als der Ort des Weiss betrachten (Fig. 112). Die verschiedenen Sättigungsstufen einer Farbe liegen dann sämmtlich auf dem Halbmesser, welcher die der gesättigten Farbe entsprechende Stelle der Peripherie mit dem Mittelpunkte verbindet. Denkt man sich den ganzen Kreis in einzelne Ringe getheilt, so enthalten diese von aussen nach innen immer weisslichere Farbenstufen, innerhalb jedes Ringes findet aber ein ebenso stetiger Uebergang der einzelnen Farbentöne in einander statt wie bei den die Peripherie einnehmenden gesättigten Farben. Man hat also zweierlei stetige Uebergänge: einen in Richtung des Halbmessers von den gesättigten zu den minder gesättigten Farbenstufen, und einen zweiten in Richtung des Winkelbogens von einem Farbenton zum andern. Je kleiner der auf denselben Winkelgrad fallende Bogen wird, d. h. je mehr man sich dem Mittelpunkt nähert, um so kleiner werden die Unterschiede der Farbentöne, bis sie endlich im Mittelpunkt ganz aufhören, denn hier stellt das Weiss für alle Farben zugleich das Minimum der Sättigung dar. Wie demnach die Farbentöne für sich genommen ein Continuum von einer, so bilden sie im Verein mit den Sättigungsgraden betrachtet ein Continuum von zwei Dimensionen, und wie die Kreislinie die Farbentöne, so stellt die Kreisfläche sie und ihre Sättigungen in der einfachsten Form dar. Auch hier reicht jedoch die Kreisfläche nicht aus, wenn die dargestellte Form zugleich die quantitative Seite des Mischungsgesetzes ausdrücken soll, sondern dann wird das Farbensystem durch die von der Curve in Fig. 111 umgrenzte Fläche versinnlicht. Der Schwerpunkt W ist hier der Ort des Weiss, und auf den Geraden, die von der Peripherie der Curve nach dem Punkte W gezogen werden, liegen die weisslichen Farbentöne. Die so gewonnene Farbenfläche hat dann nicht bloss für die Mischung der Complementärfarben zu Weiss, sondern überhaupt für die Entstehung beliebiger Mischfarben aus einfachen Farben ihre Bedeutung. Der an der Stelle f gelegene Farbenton z. B. wird durch Mischung zweier Farben R und B erhalten, deren Intensitätsverhältniss durch die Gleichung $R \cdot Rf = B \cdot Bf$ gegeben ist; der nämliche Farbenton kann aber noch aus andern Farben, deren Verbindungslinien sich in f schneiden, gewonnen werden, z. B. aus V und G', wobei wieder $V \cdot Vf = G' \cdot G'f$ sein muss. Hierin liegt auch der Grund, dass, wie oben bemerkt, die einfache Farbenlinie geradlinig bleiben muss, so lange die aus der Mischung zweier Spektralfarben hervorgehende mittlere Farbe eine spektrale Sättigung besitzt. Denn in diesem Fall muss eben die gerade Verbindungslinie der gemischten Farben mit der Farbenlinie

selbst zusammenfallen, während sie, wo die Mischfarbe weisslich ist, nach einwärts von der Farbenlinie gegen die weisse Mitte zu gelegen ist. Dies kann aber nur eintreten, wenn die Farbenlinie einen gekrümmten Verlauf hat. Letzteres ist also in der Nähe des Grün vorauszusetzen, weil hier aus der Mischung nahe gelegener spektraler Farben weissliche Mischfarben hervorgehen. Aus dem obigen Grunde ist auch die dem Purpur entsprechende Verbindungslinie als eine Gerade anzusehen: die Mischung von spektralem Roth und Violett erzeugt nämlich niemals weissliche Farbentöne.

Aus den Erscheinungen der Farbenmischung geht hervor, dass zur Erzeugung aller möglichen Farbenempfindungen keineswegs alle möglichen Arten objectiven Lichtes erforderlich sind, sondern dass hierzu eine beschränktere Zahl von Farbentönen genügt. Diejenigen Farben, welche durch Mischung in wechselnden Mengeverhältnissen alle möglichen Farbenempfindungen sowie die Empfindung Weiss hervorbringen können, hat man die Grundfarben genannt. Sowohl aus der Betrachtung der Complementärfarbenpaare wie aus der Gestalt der nach den Mischungserscheinungen construirten Farbentafel erhellt, dass es drei solche Grundfarben gibt. Die Liste der Ergänzungsfarben zeigt nämlich, dass die zwei an den entgegengesetzten Enden des Spektrums gelegenen einfachen Farben, Roth und Violett, nahe bei einander gelegene Complementärfarben, Grünblau und Grüngelb, besitzen. Nun muss die Addition von zwei Complementärfarbenpaaren, wie Roth + Grünblau und Violett + Grüngelb, ebenfalls Weiss geben, die Mischung von Grünblau und Grüngelb gibt aber einen grünen Farbenton. Der Addition jener beiden Complementärfarbenpaare wird man also die Mischung der drei Farben Roth, Violett und Grün substituiren können. Ferner kann man alle zwischen Roth und Grün gelegenen Farben durch Mischung von Roth und Grün, ebenso alle zwischen Violett und Grün gelegenen durch Mischung von Violett und Grün erhalten, während Roth und Violett zusammen Purpur geben. Es ist also klar, dass man aus Roth, Grün und Violett Weiss, die spektralen Farbentöne und Purpur, sowie deren Sättigungsgrade, d. h. alle möglichen Licht- und Farbenempfindungen gewinnen kann. Das nämliche erhellt aus der Betrachtung der Farbentafel in Fig. 114, in der die Lage der Farben am Anfang und am Ende des Spektrums auf den zwei einen Winkel bildenden Seiten offenbar bedeutet, dass die Mischung je einer Endfarbe des Spektrums mit jener mittleren Farbe, welche an die Stelle des Winkels zu liegen kommt, die im Spektrum zwischenliegenden Farbentöne erzeugt. Jene winkelständige Farbe selbst, das Grün, ist aber zu Purpur, der Mischung der beiden endständigen Farben, complementär: auch diese Construction führt also auf Roth, Grün und Violett als Grundfarben.

Nimmt man bloss auf den Farbenton, nicht auf den Sättigungsgrad

Rücksicht, so lassen sich auch noch aus andern als den drei angegebenen Farben Weiss, Purpur und die spektralen Farbentöne herstellen. So geben z. B. Roth, Grün und Blau oder Orange, Grün und Violett, überhaupt je drei Farben, welche, wenn man sie durch gerade Linien verbindet, einen Raum umschliessen, der Weiss und alle im Weiss zusammenmündenden Farbentöne in sich fasst, alle möglichen Farbenempfindungen. Aber in diesen Fällen sind alle Mischfarben weisslich. Die drei oben angegebenen Grundfarben zeichnen sich also dadurch aus, dass durch sie nicht nur überhaupt alle möglichen Farbentöne, sondern die meisten auch in spektraler Sättigung hervorgebracht werden können. Die Combination Roth, Grün und Blau nähert sich dieser Bedingung ebenfalls in hohem Grade, da Blau und Roth bei bedeutendem Uebergewicht der ersteren Farbe indigblaue und violette Farbentöne von ziemlich vollkommener Sättigung ergeben. Indem man von der Vermuthung ausging, die Grundfarben seien zugleich Hauptfarben in dem früher (S. 415) angegebenen Sinne, hat man daher häufig bei der Construction der Farbentafel der zuerst von NEWTON aufgestellten Combination Roth, Grün und Blau den Vorzug gegeben[1]. Die Versuche über Mischung der Spektralfarben scheinen jedoch für die von THOMAS YOUNG aufgestellte Verbindung Roth, Grün und Violett zu entscheiden[2]. Aber auch durch die Mischung dieser drei Farben kann man nicht alle einfachen Farben in vollkommen spektraler Sättigung erhalten, sondern nur gegen den Anfang und gegen das Ende des Spektrums lässt sich in der unmittelbaren Empfindung nicht entscheiden, ob eine gegebene Farbe wirklich einfach, oder ob sie aus einer im Spektrum voran- und aus einer nachstehenden Farbe gemischt ist. Die in der Nähe des Grün aus zwei benachbarten Farben hervorgehenden Mischungen sind dagegen immer weisslicher als die entsprechenden spektralen Farbentöne, wie dies hier der gebogene Verlauf der die Farbentafel umschliessenden Curve andeutet. Demnach kommt auch der Construction der Farbenempfindungen aus den drei Grundfarben nur ein Annäherungswerth zu. Sollte dieselbe eine reale Bedeutung haben, so müssten die zwei gegen einander geneigten Linien der Farbencurve in einem wirklichen Winkel zusammenstossen. HELMHOLTZ hat, der Hypothese von TH. YOUNG folgend, für die drei Grundfarben diese Bedeutung dadurch zu retten gesucht, dass er sie als Grundempfindungen auffasste, welche an und für sich nicht nothwendig mit Farben des Spektrums zusammenfallen müssten, sondern sich in ihrer Sättigung

1) So noch MAXWELL, Phil. transactions 1860, p. 57. Phil. mag. XXI, 1860, p. 141.

2) Das Violett hat TH. YOUNG ursprünglich wohl nur wegen seiner ausgezeichneten Stellung am Ende des Spektrums dem Blau substituirt. HELMHOLTZ folgte YOUNG, wurde aber später durch MAXWELL's Versuche schwankend (Physiol. Optik, S. 209, S. 848). Der Angabe MAXWELL's, dass Roth und Blau gesättigtes Indigblau und Violett liefern, ist jedoch zuletzt J. J. MÜLLER entgegengetreten (Arch. f. Ophthalmologie XV, S. 248).

von denselben möglicherweise unterscheiden könnten. Nimmt man nun an, dass es drei Grundempfindungen gibt, welche dem Roth, Grün und Violett entsprechen, aber gesättigter sind als die mit diesen Namen belegten Spektralfarben, so lässt sich eine Tafel der Farbenempfindungen construiren, welche mit der Tafel der realen Farben nicht identisch ist, sondern dieselbe in sich schliesst. Nach der ursprünglichen Hypothese Th. Young's, wonach jede Spektralfarbe alle drei den Grundempfindungen entsprechenden Nervenfasern erregt, nur je nach der Wellenlänge in verschiedenem Grade, würde kein einziger Grenzpunkt der ersten Tafel mit einem solchen der zweiten sich berühren, sondern zwischen jeder einfachen Farbe und der entsprechenden Grundempfindung würde noch ein Zwischenraum gesättigter Farbentöne existiren[1]. Nach den Versuchen von Maxwell und J. J. Müller kommt nun aber für einen grossen Theil der Farbencurve die Mischfarbe der zwischenliegenden Spektralfarbe auch in ihrem Sättigungsgrade gleich, so dass einerseits vom Roth bis zum Gelbgrün und anderseits vom Violett bis zum Blaugrün ein vollständiges Zusammenfallen der beiden Curven anzunehmen, und erst in der Gegend des Grün die Tafel der Empfindungen durch das sich über die Farbencurve erhebende Winkelstück, welches in Fig. 114 punktirt angedeutet wurde, zu ergänzen wäre. In die Sprache der Young'schen Hypothese übersetzt würde dies bedeuten, dass die Annahme einer Miterregung der beiden andern Nervenprocesse nur für das Grün, nicht für Roth und Violett erfordert wird[2]. Dass aber nur eine der drei Grundfarben eine solche Ausnahmestellung beansprucht, ist ein für diese Hypothese bedenklicher Umstand, mögen wir sie nun in ihrer ursprünglichen Form adoptiren oder den dreierlei Nervenfasern drei Nervenprocesse substituiren. Die Thatsache, dass gerade für die mittlere der drei Grundfarben jene Ausnahme nöthig wird, weist vielmehr auf eine andere Erklärung hin, welche die Empfindung der Farben nicht auf eine Mischung disparater Vorgänge zurückführt, von denen völlig dunkel bleibt, wie sie sich zu einem einfachen und stetig abgestuften Erfolg combiniren sollen. Das Mischungsgesetz sagt an und für sich nur aus: 1) dass Wellenlängen, die beide rechts oder links von einem mittleren Orte G des Spektrums gelegen sind, mit einander gemischt Empfindungen erzeugen, welche zwischenliegenden Wellenlängen entsprechen, und 2) dass Wellenlängen, von denen die eine rechts und die andere

1) Nach dieser Voraussetzung ist in der That von Helmholtz in seiner Fig. 120 Physiol. Optik, S. 293 die Farbentafel in die hypothetische Tafel der Grundempfindungen eingetragen worden.

2) Man könnte zwar für letzteres noch die Thatsache anführen, dass die für Grün ermüdete Netzhaut das spektrale Roth oder Violett gesättigter empfindet als gewöhnlich, aber dies erklärt sich hinreichend aus den unten zu besprechenden Gesetzen des Contrastes.

links von jenem mittleren Orte liegt, weissliche Farbentöne oder Weiss hervorbringen. Unter der Voraussetzung, dass gleichen Empfindungen gleiche physiologische Processe zu Grunde liegen, zeigt der erste dieser Sätze an, die Abhängigkeit des Reizungsvorganges von der Lichtbewegung sei bei den grössten und den kleinsten Wellenlängen eine solche, dass der aus zwei verschiedenen, aber auf derselben Hälfte des Spektrums gelegenen Wellenlängen resultirende Process identisch ist mit demjenigen Vorgang, den die Reizung mit Wellenlängen von der zwischenliegenden Grösse erzeugt. Gegen die Mitte des Spektrums gilt dies aber nur noch, wenn die gemischten Wellenlängen um sehr kleine Grössen von einander verschieden sind, bei denen das betreffende Stück der Farbencurve noch als geradlinig betrachtet werden kann. Hiernach lässt sich nun der zweite Satz des Mischungsgesetzes einfach auch so ausdrücken: für jeden Theil der Farbencurve gibt es einen gewissen Grenzwerth des Farbenunterschieds, bei welchem die resultirende Farbe eine verminderte Sättigung zeigt. Diese verminderte Sättigung nimmt hierauf zuerst bis zu einem Maximum zu, dem vollständigen Weiss (dem Punkt der Complementärfarbe entsprechend), und dann wieder ab, womit sich die Farbencurve als eine in sich zurücklaufende kundgibt. Letztere Thatsache findet überdies ihren Ausdruck in der unmittelbaren Empfindung, nach welcher die Anfangs- und Endfarbe des Spektrums wieder einander ähnlich werden, woraus zu schliessen ist, dass auch die begleitenden physischen Vorgänge von verwandter Beschaffenheit sind.

Das Mischungsgesetz, nach welchem wir durch Licht von dreierlei Wellenlängen Licht- und Farbenempfindungen, die allen möglichen Wellenlängen entsprechen, in annähernder Vollständigkeit hervorbringen können, beruht also im Grunde wesentlich darauf, dass die Beziehung zwischen physiologischer Erregung und äusserem Reiz fortwährend in einer und derselben Richtung sich ändert, ausgenommen an der Stelle des oben bezeichneten Wendepunktes. Wir können uns diesen Gang der Function auch folgendermassen veranschaulichen. Wir denken uns den Punkt *W* der Farbentafel (Fig. 114) als Mittelpunkt eines Polcoordinatensystems, denken uns also von diesem Punkte Radien nach allen möglichen Stellen der Farbencurve gezogen und die Winkel, welche dieselben mit einander bilden, vom Radius *WR* an gezählt, so dass die positiven Werthe derselben in der Richtung des Verlaufs der spektralen Farbencurve wachsen. Die Zunahme des Polarwinkels soll der Abnahme der Wellenlänge von der Grenze des äussersten Roth ab entsprechen. Da die den kürzesten Wellenlängen zugehörigen Empfindungen des Violett sich wieder der Empfindungsgrenze der grössten Wellenlänge nähern, so muss die Curve in der Gegend der Mitte des Spektrums einen Wendepunkt haben, und nach

dem Mischungsgesetz für die Wellenlängen von Roth bis Gelbgrün und von Grünblau bis Violett müssen die beiden gegen den Wendepunkt verlaufenden Schenkel der Curve einen nahehin geradlinigen Verlauf nehmen. Die so gewonnene Curve besitzt also im allgemeinen die Gestalt der Farbenlinie in Fig. 114. Die nach unten zwischen den Radien *WR* und *WV* gelegenen Winkelwerthe können entweder als solche, welche die obere Empfindungsgrenze überschreiten, oder als solche, welche die untere nicht erreichen, betrachtet werden: die hier liegenden Empfindungen können nicht mehr durch einfache ultrarothe oder ultraviolette Wellenlängen, sondern nur durch Mischung rother und violetter Strahlen hervorgebracht werden; durch sie wird dann die Curve der einfachen Farbenempfindungen eine in sich geschlossene. Mit diesem in dem Zurücklaufen der Farbenlinie begründeten Gang der Function stehen nun aber auch die weiteren Mischungserscheinungen, die hauptsächlich in der Existenz der Complementärfarbenpaare ihren Ausdruck finden, in Verbindung. Nicht gesättigt ist vermöge der Form der Farbencurve immer die Empfindung, die aus der Mischung solcher Farben hervorgeht, zwischen denen die Curve nicht geradlinig verläuft. Da nun die ganze Curve in sich geschlossen ist, so muss es für jeden Punkt der Farbenlinie einen zweiten Punkt geben, bei welchem die Sättigung der Mischfarbe auf ein Minimum gesunken ist, um bei weiterem Fortschritt sich wieder in entgegengesetztem Sinne zu ändern. Dieses Minimum der Sättigung oder die Empfindung Weiss wird für zwei Punkte dann vorhanden sein, wenn der zwischen ihnen gelegene Theil der Curve das Maximum der Richtungsänderung erreicht hat, d. h. wenn die von *W* aus gezogenen Radiusvectoren mit einander einen Winkel von 180° bilden. Auf diese Weise gelangen wir zu derselben Bestimmung des Ortes der Complementärfarben wie früher.

Statt des Mischungsgesetzes liesse sich der Construction der Farbenfläche noch ein anderes Verhältniss zu Grunde legen, durch welches dieselbe zu einem directeren Ausdruck des Systems unserer Lichtempfindungen würde. Wie sich nämlich die Farbenlinie nach der Abstufung der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbentöne eintheilen lässt, so könnte man auch die Abmessungen der Farbenfläche nach der Unterschiedsempfindlichkeit für Sättigungsgrade ausführen. Eine Farbe, die eine grössere Zahl von Abstufungen durchläuft, bis sie in Weiss übergeht, würde hiernach in grössere Entfernung von dem Punkte der Farbentafel, welcher dem Weiss entspricht, zu verlegen sein. Messungen über die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbenstufen sind nun von Aubert[1] und

[1] Physiologie der Netzhaut, S. 153 f.

Woinow [1]) ausgeführt worden. Der Erstere gibt an, dass der Werth der Unterschiedsschwelle bei der Mischung einer Farbe mit Weiss $^1/_{120}$—$^1/_{180}$ betrage. Der Letztere fand denselben für

Roth	Orange	Blau
$^1/_{120}$	$^1/_{144}$	$^1/_{160}$

Diese Bestimmungen, welche mittelst rotirender Scheiben gemacht wurden, sind aber noch zu unvollständig, um weitere Schlüsse zu gestatten. Sie zeigen nur, was auch bei den Farbenmischungsversuchen, namentlich bei dem Blau und Violett, zur Geltung kommt, dass die brechbareren Farben einen grösseren Sättigungswerth besitzen, d. h. dass verhältnissmässig kleine Mengen derselben in Mischungen mit Weiss oder mit einer andern Farbe schon wirksam sind, eine Thatsache, welche in der Mischungscurve (Fig. 114) in der relativ weiten Entfernung der Punkte *B* und *V* von *W* ihren Ausdruck findet.

Directer als die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbenstufen scheint die Verwandtschaft der gesättigten Farbenempfindungen mit Weiss zu der Gestalt der Mischungscurve in Beziehung zu stehen. Den Grad dieser Verwandtschaft bezeichnen wir als die Helligkeit einer Farbe. Der Umstand, dass wir den gesättigten Farben eine verschiedene Helligkeit zuschreiben, indem uns z. B. Gelb heller als Orange, dieses heller als Roth erscheint, weist auf die durchgängige Verbindung der farbigen und der farblosen Empfindungen hin. Fraunhofer suchte ein Mass dieser Farbenhelligkeit unmittelbar zu gewinnen, indem er die Helligkeit der einzelnen Spektralfarben mit der Helligkeit eines von einem kleinen Spiegel reflectirten farblosen Lichtes verglich [2]). Auf indirecte Weise suchte Vierordt das nämliche zu erreichen, indem er diejenige Quantität weissen Lichtes bestimmte, die jeder Spektralfarbe zugefügt werden muss, um eine minimale Aenderung ihrer Sättigung zu erzielen; er ging dabei von der Voraussetzung aus, dass diese Quantität um so grösser sein werde, je grösser die Helligkeit der Farbe ist [3]). In der That stimmen die so erhaltenen Zahlen mit den von Fraunhofer durch directe Schätzung gewonnenen ziemlich nahe überein. Setzt man nämlich die hellste Farbe des Spektrums, das Gelb zwischen den Linien *D* und *E*, = 1000, so fanden sich für die übrigen bei der Benutzung von Sonnenlicht als farblose Lichtquelle folgende Werthe:

1) Archiv für Ophthalmologie, XVI, 1. S. 256.
2) Fraunhofer, Denkschriften der bayr. Akad. der Wissensch. 1815, S. 193.
3) Vierordt, Die Anwendung des Spektralapparats zur Messung und Vergleichung der Stärke des farbigen Lichtes. Tübingen 1871.

		Fraunhofer	Vierordt			Fraunhofer	Vierordt
Roth	(*B*)	32	22	Grün	(*E*)	480	370
Orange	(*C*)	94	128	Blaugrün	(*F*)	170	128
Röthlichgelb	(*D*)	640	780	Blau	(*G*)	31	8
Gelb	(*D*—*E*)	1000	1000	Violett	(*H*)	5,6	0,7

Vergleicht man diese Zahlen mit der Lage der Farben auf der Mischungscurve, so ist ersichtlich, dass sich dieselben umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Punkte des Weiss (Fig. 114), d. h. je gesättigter eine Farbe ist, eine um so geringere Helligkeit besitzt sie, um so grösser ist aber auf der andern Seite die Wirkung, welche eine bestimmte Menge derselben in der Mischung mit andern Farben hervorbringt.

Die Intensität der Lichtempfindung darf innerhalb gewisser Grenzen als ein von Farbenton und Sättigung unabhängiger Bestandtheil angesehen werden, da eine nach Farbe und Sättigungsgrad bestimmte Empfindung verschiedene Grade der Stärke besitzen kann. Zwar werden wir sogleich sehen, dass dieser Satz wesentliche Einschränkungen erfährt. Betrachten wir aber vorläufig die Lichtstärke als eine für sich veränderliche Grösse, so ist klar, dass dieselbe dem nach zwei Dimensionen construirten Continuum der Farben die dritte hinzufügt. Beschränkt man sich auf die unser gewöhnliches Empfindungssystem vollständig darstellende ebene Farbentafel, wie sie nach der Abstufung der Farben in Ton und Sättigung oder nach dem Mischungsgesetze construirt werden kann, so lässt sich die einer jeden Lichtqualität entsprechende Abstufung der Intensität als eine der Farbentafel an der betreffenden Stelle aufgesetzte senkrechte Linie darstellen. Nehmen wir die einfachste Form, den Kreis, und beginnen wir mit dem das Weiss darstellenden Mittelpunkt (Fig. 112, S. 414), so wird also die hier aufgesetzte Senkrechte alle Stufen des Weiss durch Grau bis zum Schwarz andeuten. Wollte man ein Massprincip zu Grunde legen, so würde man auch hier die minimalen Unterschiede als Masseinheiten betrachten können. Die in dieser Beziehung für die Stärke des weissen Lichtes sowohl wie der einzelnen Farben gefundenen Werthe sind schon bei der Erörterung der Intensität der Empfindung (S. 339) angeführt worden. Nach den dort mitgetheilten Zahlen ist die Unterschiedsempfindlichkeit für die Farbenintensität im Roth am kleinsten ($^1/_{14}$) und nimmt dann stetig bis zum Violett zu ($^1/_{268}$), während gleichzeitig die Unterschiedsempfindlichkeit für gemischtes Licht einen zwischen diesen Extremen in der Mitte liegenden Werth zu haben scheint.

Versucht man es nun, die Intensitätsabstufungen aller Farben und ihrer Mischungen als eine der Farbenfläche hinzugefügte Höhendimension zu behandeln, so stellt sich aber alsbald heraus, dass diese Construction

nicht für jede Qualität unabhängig durchgeführt werden kann. Die Empfindung Roth z. B. wird bei Abschwächung der Lichtintensität nicht bloss in ihrer Stärke sondern immer zugleich in ihrem Farbenton und in ihrer Sättigung vermindert, bis sie endlich in Schwarz, also in dieselbe Empfindung übergeht, welche der geringsten Intensität des weissen Lichtes entspricht. Das nämliche zeigt sich bei allen andern Farbenempfindungen, welchen Ton und welchen Sättigungsgrad sie auch besitzen mögen. Nur die Grenze der Lichtstärke, bei welcher der qualitative Unterschied der Empfindung aufhört, ist für die einzelnen Farben eine verschiedene, indem die Farben von mittlerer Wellenlänge (Gelb, Grün) bei grösserer Verminderung der Beleuchtung noch farbig empfunden werden als die an dem Anfang und Ende des Spektrums gelegenen, während von diesen die Farben des rothen Endes noch bei geringerer Lichtstärke erkannt werden als diejenigen des violetten [1]. Das System der Farbenempfindungen kann daher, wenn man dieselben von der ihnen im Spektrum zukommenden Intensität an allmälig bis zum Minimum ihrer Stärke verfolgt, nicht durch einen Cylinder sondern, falls man den Kreis als Farbentafel benützt, nur durch einen Kegel mit kreisförmiger Basis dargestellt werden, dessen Spitze dem Schwarz entspricht. In den einzelnen parallel zur Basis geführten Schnitten folgen dann von unten nach oben die lichtschwächeren Farben und in der Mitte das Grau in stetiger Abstufung. In analoger Weise lassen sich auch diejenigen Veränderungen darstellen, welche die Lichtempfindung erfährt, wenn die objective Lichtstärke vermehrt wird. Die Beobachtung zeigt nämlich, dass es eine bestimmte Lichtstärke gibt, bei welcher die Sättigung der einfachen Farben des prismatischen Spektrums am grössten ist. Diese dem Maximum der Sättigung entsprechende Lichtintensität, welche wahrscheinlich nicht für alle Farben dieselbe ist, wurde bis jetzt noch nicht

1) Aubert, Physiologie der Netzhaut, S. 125, und Grundzüge der physiol. Optik, S. 535 (Versuche von Landolt). Chodin, Die Abhängigkeit der Farbenempfindungen von der Lichtstärke. Jena 1877, S. 3 f. Mit den unter einander im wesentlichen übereinstimmenden Angaben von Aubert, Landolt und Chodin stehen ältere Angaben von Purkinje (Beobachtungen und Versuche, II, S. 109) und Dove (Pogg. Ann. Bd. 85, S. 397) anscheinend im Widerspruch, nach denen bei abnehmender Beleuchtung Roth zuerst, Blau zuletzt verschwinden soll. Es ist aber wahrscheinlich, dass sich diese Angaben nicht auf die eigentliche Farbenempfindung sondern auf die Lichtwahrnehmung beziehen. Alle Farben werden, wie oben bemerkt, von einer gewissen Grenze der Beleuchtung an farblos empfunden. Hierbei besitzen sie nun eine verschiedene Helligkeit; demgemäss gehen sie auch, auf schwarzem Grunde beobachtet, bei weiterer Abnahme der Lichtstärke nicht gleichzeitig sondern in einer bestimmten Reihenfolge in Schwarz über, und zwar verschwindet zuerst Roth und zuletzt Blau. Darum leuchten, wie Dove bemerkte, bei einbrechender Dunkelheit an einem Gemälde noch die blauen Farbentöne, während die übrigen, namentlich die rothen, schon vollkommen schwarz erscheinen. Das nämliche Resultat in Bezug auf die Helligkeit der einzelnen Farben ergibt sich auch aus den Beobachtungen von Burckhardt und Faber, Pflüger's Archiv, Bd. 2, S. 127.

näher bestimmt. Fest steht aber, dass von derselben ausgehend der Sättigungsgrad nicht nur durch Abnahme sondern auch durch Zunahme der Lichtintensität sich vermindern kann. Wie im ersten Fall schliesslich alle Farben in Schwarz übergehen, so nähern sie sich im zweiten dem Weiss. Verstärkt man nämlich die Lichtstärke des Spektrums allmälig, so breiten sich Gelb und Blau nach beiden Seiten aus, und es gehen mit zunehmender Intensität zunächst Roth, Orange und Grün in Gelb, Grünblau und Violett in weissliches Blau über, worauf von diesen beiden wieder zuerst das Blau und zuletzt das Gelb sich in Weiss umwandelt[1]). Denken wir uns demnach, der Farbenkreis stelle das System der Farbenempfindungen bei den dem Maximum der Sättigung entsprechenden Lichtstärken dar, so wird der dem Schwarz correspondirenden Spitze, in welcher bei verminderter Lichtstärke schliesslich alle Empfindungen zusammenlaufen, auf der andern Seite der Kreisfläche eine dem intensivsten Weiss entsprechende Spitze gegenüberliegen, in welcher sich bei gesteigerter Lichtstärke alle Empfindungen vereinigen. Das ganze System der Lichtempfindungen kann also durch einen Doppelkegel dargestellt werden, bei welchem der die beiden Kegelhälften begrenzende Kreis die Farben der grössten Sättigung enthält.

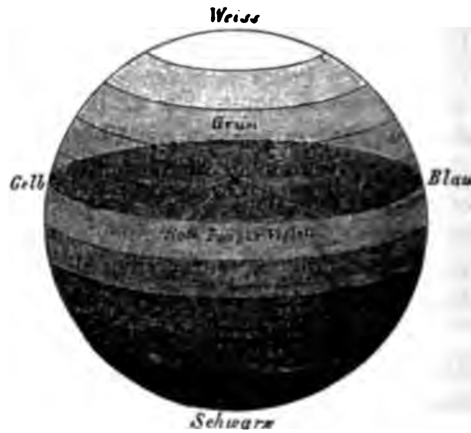


Fig. 115.

Statt des Doppelkegels kann man natürlich auch eine Doppelpyramide oder, als einfachste Form, eine Kugel wählen, in deren Aequatorialebene die Farben der grössten Sättigung und die daraus durch Mischung herstellbaren Farbenstufen liegen, während der eine Pol dem intensivsten Weiss, der andere dem dunkelsten Schwarz entspricht, welche durch weitere Vermehrung oder Verminderung der Lichtstärke nicht weiter verändert werden können (Fig. 115). Auf der die beiden Pole verbindenden Linie sind alle möglichen Lichtabstufungen vom absoluten Weiss bis zum absoluten Schwarz gelegen[2]). Wollte man statt des Farbenkreises diejenige

[1] HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 233. CHODIN a. a. O. S. 33 f.

[2] Um bei der Construction des Farbensystems zugleich die Lichtstärken zu berücksichtigen, fügte zuerst LAMBERT der gewöhnlichen Farbentafel die dritte Dimension hinzu und construirte so eine Farbenpyramide, in deren Spitze er das Weiss verlegte. LAMBERT, Beschreibung einer mit dem CALAU'schen Wachse ausgemalten Farben-

Farbenfläche zu Grunde legen, die sich aus dem Mischungsgesetz ergibt (Fig. 114), so würde endlich das vollständige System der Farbenempfindungen durch eine von dieser Farbentafel aus construirte Doppelpyramide dargestellt.

Alle diese Erörterungen beziehen sich übrigens auf die Empfindungen der Centralgrube der Netzhaut (das directe Sehen), und es ist bei denselben eine normale Beschaffenheit des Sehorgans vorausgesetzt. Wesentliche Abweichungen treten schon ein auf den Seitentheilen der Netzhaut. In den seitlichsten Regionen fehlt die Farbenunterscheidung: jede Farbe erscheint hier bloss als Helligkeit. Mit der Annäherung an die Mitte werden zunächst Blau und Gelb und dann bei noch weiterer Annäherung Roth und Grün empfunden [1]. Doch ist dabei zugleich die Grösse der beleuchteten Fläche von Einfluss: in einer Region, in der ein kleines farbiges Object weiss gesehen wird, lässt sich bei einem grösseren noch deutlich die Farbe unterscheiden [2]. Bemerkenswerth ist überdies, dass die auf den Seitentheilen zu beobachtende Reduction der Farbenempfindungen nicht mit derjenigen übereinstimmt, welche bei Verminderung der objectiven Helligkeit, sondern mit derjenigen, welche bei Vermehrung der objectiven Helligkeit auf der Mitte der Netzhaut beobachtet wird. Möglicherweise steht dies in einem gewissen Zusammenhang mit der Thatsache, dass die Seitenregionen für farbloses Licht nicht etwa unempfindlicher sondern im Gegentheil empfindlicher sind als die Centralgrube [3].

Eine abweichende Beschaffenheit der Empfindungen, welche der auf den Seitentheilen der Netzhaut regelmässig stattfindenden in gewissen Beziehungen ähnlich ist, existirt zuweilen auch in der Mitte derselben. Es entsteht dann der Zustand der sogenannten Farbenblindheit. In den meisten Fällen ist derselbe angeboren und dann, wie es scheint, fast immer vererbt; ähnliche Erscheinungen, die zuweilen im Gefolge anderer centraler oder peripherischer Störungen auftreten, und die man als erwor-

---

pyramide. Berlin, 1772.) Diese Construction fusst auf dem Uebergang aller Farbenempfindungen in Weiss bei verminderter Sättigung. Die Construction in einer Kugel, welche den Uebergang in Weiss und in Schwarz gleichzeitig darstellt, ist zuerst von dem Maler PHILIPP OTTO RUNGE ausgeführt worden. (Die Farbenkugel oder Construction des Verhältnisses aller Mischungen der Farben zu einander. Hamburg 1810.) Auch die Construction einer Doppelpyramide der Farben hat derselbe angedeutet. (Ebend. S. 8.) CHEVREUL (Exposé d'un moyen de définir et de nommer les couleurs. Paris 1861. Atlas) theilt zehn Farbencirkel mit, in denen sehr schön die Uebergänge der gesättigten Farben zu Schwarz dargestellt sind. Eine besondere Figur (Tafel II) gibt für eine Farbe, das Blau, in 20 Abstufungen die Uebergänge einerseits in Schwarz und anderseits in Weiss. Alle diese Arbeiten verfolgen übrigens hauptsächlich künstlerische Interessen.

1) AUBERT, Grundzüge der physiol. Optik, S. 541.

2) SNELLEN und LANDOLT, in GRAEFE und SAEMISCH's Handbuch der Augenheilkunde, III, 1, S. 69.

3) SCHADOW, PFLÜGER's Archiv, Bd. 19, S. 499.

bene Farbenblindheit zu bezeichnen pflegt, sind für die Theorie der Gesichtsempfindungen bis jetzt von untergeordnetem Interesse[1]. Die angeborene Farbenblindheit ist in sehr seltenen Fällen eine *totale*: hier besteht auf der ganzen Netzhaut, wie es scheint, ein ähnlicher Zustand, wie er normalerweise auf den seitlichsten Theilen vorhanden ist; es werden nur Unterschiede der Lichtintensität, nicht aber solche des Farbentons wahrgenommen. Meistens ist aber die Farbenblindheit nur eine *partielle*: es werden dann nur bestimmte Farben regelmässig mit einander verwechselt, und die nähere Prüfung ergibt, dass entweder ein bestimmter Theil des Spektrums in dem System der Empfindungen ganz fehlt, oder dass an Stelle desselben bloss eine farblose Empfindung, in einzelnen Fällen vielleicht auch noch eine farbige Empfindung, der aber eine zu geringe Intensität zukommt, entsteht; diese letzteren Fälle bezeichnet man als *unvollständige* Farbenblindheit. Begreiflicherweise hat die Untersuchung der angeborenen Farbenblindheit viel grössere Schwierigkeiten als die Feststellung des Empfindungszustandes auf den Seitentheilen der Netzhaut, weil wir hier immer die Empfindungen der Centralgrube zur Vergleichung benutzen können, während dem Farbenblinden das System der normalen Farbenempfindungen völlig unbekannt ist. Nur aus der genauen Vergleichung der von ihm begangenen Verwechslungen und unter Umständen aus der Bestimmung der ihm fehlenden Theile des Sonnenspektrums lässt sich daher einigermassen die individuelle Natur seines Empfindungssystems ermitteln[2]. Die so ausgeführte Untersuchung zeigt, dass die mit angeborener Farbenblindheit behafteten Individuen, deren Gesammtzahl nach Holmgren's statistischen Ermittelungen durchschnittlich zwischen 3 und 6 Proc. der

---

1) Vgl. über dieselbe Leber, in Graefe und Saemisch's Handbuch, V, 2. S. 1036.

2) Die Vergleichung verschiedener Farbentöne und Helligkeiten geschieht am einfachsten mittelst des zu diesem Zweck zuerst von Maxwell angewandten Farbenkreisels, an dem leicht, entweder indem man zwei rotirende Scheiben verwendet oder die verschiedenen Zonen einer einzigen Scheibe vergleicht, bei verschiedenen Zusammenstellungen von Pigmentfarben und von Schwarz mit Weiss eine Sectorenbreite sich herstellen lässt, bei der die Mischungen von dem Farbenblinden gleich empfunden werden. Man gewinnt so Empfindungsgleichungen, in denen der Antheil der einzelnen Pigmente oder Helligkeiten an der Mischung durch die Winkelbreite der Sectoren ausgedrückt ist. Z. B. 200 Roth + 160 Blau = 195 Schwarz + 165 Weiss würde bedeuten, dass für ein bestimmtes Auge eine Mischung aus Roth und Blau einer andern aus Schwarz und Weiss, welche dem normalen Auge grau erscheint, äquivalent ist. Andere Methoden der Prüfung bestehen in der directen Vergleichung von Spektralfarben, in der Mischung verschiedener Spektralfarben zu Farbengleichungen, in der Benutzung der unten zu erörternden Contraste der Farben und endlich in der Herstellung einer grossen Zahl farbiger Pigmente, die man nach ihrer Aehnlichkeit sortiren lässt. Letztere Methode ist, mit Benutzung von Wollmustern, von Holmgren für praktische Zwecke zu sehr umfangreichen Untersuchungen angewandt worden. Vgl. hierzu Helmholtz, Physiol. Optik. S. 299. Snellen und Landolt, in Graefe und Saemisch's Handbuch, III, 1. S. 39. Holmgren, Die Farbenblindheit in ihrer Beziehung zu den Eisenbahnen und zur Marine. Leipzig 1878.

Bevölkerung zu schwanken scheint, in verschiedene Classen zerfallen, bei denen sich die Verwechslungen der Farbentöne wieder sehr abweichend verhalten. Von einer ersten Classe, welche die weitaus zahlreichste ist, werden Roth und Grün mit einander verwechselt, während die brechbareren Farben sämmtlich gut unterschieden werden. Roth und Grün werden beide nicht nur mit einander sondern auch mit Grau verwechselt[1]. Innerhalb dieser Classe sind nun aber wieder zwei Unterclassen zu unterscheiden: die Einen verwechseln helles Roth mit dunklem Grün, die Andern dunkles Roth mit hellem Grün. Hieraus geht hervor, dass im ersten Fall die Netzhaut für rothes Licht weniger empfindlich ist als für grünes, und dass sie im zweiten Fall für grünes Licht weniger empfindlich ist als für rothes. Man unterscheidet daher die Rothgrünblinden wieder in Rothblinde und in Grünblinde. Bei den ersteren ist sehr häufig, wenn nicht immer, das rothe Ende des Spektrums verkürzt; dagegen ist die Verwechslung des spektralen Grün mit Grau kein Kriterium, da eine solche auch bei der Rothblindheit und vielleicht selbst bei der Violettblindheit vorkommt. Diese zweite Hauptclasse der Farbenblindheit, die Violettblindheit (häufig auch Blaublindheit oder Blaugelbblindheit genannt), kommt viel seltener vor als die Rothgrünblindheit. Blau und Gelb scheinen dabei nur an ihrer Helligkeit unterschieden, sonst aber mit Grün verwechselt zu werden; der brechbarste Theil des Spektrums ist, wie es scheint, beträchtlich, in einzelnen Fällen bis in die Nähe des Grün, verkürzt[2].

Man hat bisweilen die angeborene Farbenblindheit als einen Zustand aufgefasst, bei welchem sich die im normalen Auge auf den Seitentheilen der Netzhaut stattfindenden Eigenschaften der Lichtempfindlichkeit bis in die Mitte erstreckten. Diese Betrachtungsweise ist jedoch nur für die äusserst seltene totale Farbenblindheit bei der Vergleichung mit den am meisten excentrischen Stellen der Netzhaut einigermassen zutreffend, und ebenso scheint der in den mittleren Regionen der letzteren bestehende Zustand im wesentlichen der Rothgrünblindheit zu gleichen, deren Symptome bei der verhältnissmässig mangelhaften Untersuchung, die im indirecten Sehen möglich ist, in Bezug auf die zwei Unterfälle der Roth- und der Grünblindheit nicht mehr unterschieden werden können. So weist denn auch die Existenz der totalen Farbenblindheit zusammen mit dem Zustand der ex-

1) Holmgren a. a. O. v. Kries und Küster, Archiv f. Physiologie, 1879, S. 513 f. Nicht selten wird von den Beobachtern der Ausdruck gebraucht, das Roth und Grün werde »grau empfunden«. Dieser Ausdruck ist mindestens incorrect. Denn es ist sehr wahrscheinlich, dass der Farbenblinde auch das Grau nicht so empfindet wie der Normalsehende. Wir haben nur das Recht zu sagen, dass er bestimmte Mischungen oder Spektralfarben und Grau nicht von einander verschieden empfindet.

2) J. Stilling, Beiträge zur Lehre von den Farbenempfindungen. 2. Heft. Stuttgart 1875, S. 44 f.

centrischen Netzhautpartieen mit Bestimmtheit darauf hin, dass in den Netzhautelementen die Vorgänge, welche der Empfindung des farblosen Lichtes oder der Helligkeitsunterschiede entsprechen, unabhängig sein müssen von jenen Vorgängen, welche die Farbenempfindung begleiten. Anders verhält es sich mit den Folgerungen, die aus der partiellen Farbenblindheit und den ihr einigermassen gleichenden Zuständen der mittleren Netzhautregionen zu ziehen sind. Würden bloss die Fälle der Rothblindheit einerseits und der Violettblindheit anderseits existiren, so könnte nicht zweifelhaft sein, dass dieser Thatbestand einfach als eine beschränkte Empfindlichkeit in Bezug auf die äussersten Wellenlängen des Lichtes, die längsten oder die kürzesten, zu deuten wäre. Da nun aber aus der Rothgrünblindheit die Grünblindheit als ein besonderer, durch immerhin charakteristische Symptome unterschiedener Fall sich heraushebt, so können jene Bedingungen nicht allein massgebend sein. Hier ist nun aber daran zu erinnern, dass neben den beiden Endfarben des Spektrums allerdings die mittlere Farbe, das Grün, in mehrfacher Beziehung eine ausgezeichnete Stellung einnimmt: in Folge der Rückkehr der Farbenlinie nach ihrem Ausgangspunkte bezeichnet es den Wendepunkt zwischen der Reihe der Anfangs- und derjenigen der Endfarben des Spektrums; damit zusammenhängend ist es die einzige Farbe, die mit keiner anderen einfachen Farbe, sondern mit Purpur, der Mischung von Roth und Violett, Weiss gibt. Endlich, was an dieser Stelle vor allem in Betracht kommt, erscheint Grün als diejenige Empfindung, bei welcher die Unterschiedsempfindlichkeit für den Farbenton ein relatives Minimum erreicht, ähnlich wie im Roth und Violett (vgl. S. 414). In der Curve der Farbenempfindlichkeit bilden so schon für das normale Auge Roth, Grün und Violett drei ausgezeichnete Stellen (vgl. Fig. 113). Es hat daher im allgemeinen nichts auffallendes, wenn auch die abnormen Veränderungen der Farbenempfindungen vorzugsweise an diesen Stellen sich geltend machen. Ueber die Art, wie man sich diese Erscheinungen zu denken habe, wird aber die Theorie der Farbenempfindungen in genauem Zusammenhang mit allen andern Thatsachen Rechenschaft geben müssen.

Unsere normalen Lichtempfindungen bilden, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, eine stetige Mannigfaltigkeit von drei Dimensionen. Der wesentlichste Unterschied derselben von dem System der Tonempfindungen besteht darin, dass sie ein in sich geschlossenes Continuum bilden, während die Tonlinie zwar vermöge der beschränkten Reizempfänglichkeit unserer Organe gewisse Grenzen hat, hiervon abgesehen aber ins unbegrenzte ausgedehnt gedacht werden kann. Diese Geschlossenheit des Farbensystems, welche in der Darstellung desselben durch eine geschlossene

geometrische Form, Kugel oder Doppelpyramide, ihren Ausdruck findet, ist begründet einmal in der geschlossenen Form der einfachen Farbencurve, und sodann in der wechselseitigen Beziehung von Farbenstufe und Lichtstärke, welche von einander abhängige Bestimmungen der Empfindung sind. Durch diese Beziehung wird daher das ganze System der Lichtempfindungen ein in sich geschlossenes Raumgebilde von drei Dimensionen. Jene Wechselbeziehung zwischen Farbenstufe oder Sättigung und Lichtstärke ist übrigens die Ursache, dass wir in der reinen Empfindung Intensitäts- und Qualitätsunterschiede des Lichtes nicht sicher zu unterscheiden vermögen. So hielten die Alten und hielt noch Goethe in seiner Farbenlehre Weiss und Schwarz nicht für Stärkegrade sondern für Grundqualitäten der Lichtempfindung, eine Anschauung, zu welcher man bisweilen selbst in neuerer Zeit vom Standpunkte einer ausschliesslich subjectiven Beurtheilung der Lichtempfindungen zurückkehrte.

Ist die Empfindlichkeit für den Farbenton vollständig oder theilweise aufgehoben, so nimmt auch das System der Lichtempfindungen eine andere Form an. Für ein total farbenblindes Auge, welches nur Helligkeiten unterscheidet, beschränkt sich jenes System auf ein Continuum von einer Dimension, auf eine Gerade, welche alle Abstufungen der Lichtstärke von Weiss bis zu Schwarz umfasst. Bei der partiellen Farbenblindheit dagegen bilden die Lichtempfindungen ein zweidimensionales System. Die eine Dimension enthält als Endpunkte die beiden Grundfarben, welche erhalten geblieben sind (Grün und Violett, Roth und Violett, Roth und Grün), sie gehen durch verschiedene Farbentöne in eine mittlere Strecke über, welche der farblosen Empfindung entspricht; dazu kommt dann als zweite Dimension die Abstufung der Intensitätsgrade.

Aus der oben festgestellten Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Lichtstärke für das normale Auge erhellt, dass man in dem dreidimensionalen System der Lichtempfindungen von einer beliebigen Farbe zur Empfindung Weiss oder Schwarz auf doppeltem Wege gelangen kann: einmal durch Mischung des farbigen Lichtes mit andersfarbigem, wobei man am einfachsten die Complementärfarbe wählt, und sodann durch blosse Vermehrung oder Verminderung der Lichtstärke; im letzteren Fall wird aber immer zugleich die Stärke der Empfindung verändert. Hiermit steht nun eine Reihe von Erscheinungen im Zusammenhang, welche wir auf eine veränderte Reizbarkeit der Netzhaut beziehen müssen.

Für alle unsere Sinnesempfindungen gilt innerhalb gewisser Grenzen der in der physiologischen Mechanik der Nerven begründete Satz, dass ein Reiz, der auf einen durch vorangegangene Erregung ermüdeten Nerven wirkt, denselben Erfolg hat wie ein schwächerer Reiz, der den uner-

müdeten Nerven trifft. Dieser Satz hat nun da, wo Intensität und Qualität völlig von einander unabhängige Bestandtheile der Empfindung sind, z. B. bei den Tönen, durchaus keinen Einfluss auf die qualitative Bestimmtheit derselben. Anders ist es bei den Lichtempfindungen. Lassen wir eine Farbe, z. B. Roth, auf die Netzhaut einwirken, so verliert die Empfindung allmälig ihre qualitative Bestimmtheit, und sie nähert sich je nach der Lichtstärke dem Grau oder Schwarz, ja sie kann ganz in letzteres überzugehen scheinen. Dies lässt unmittelbar aus dem obigen Gesetz der Ermüdung sich ableiten, nach welchem die Empfindung nach längerer Dauer des Eindrucks allmälig dem Pol des Schwarz sich annähern muss. Die Ermüdung hat also hinsichtlich der Qualität der Empfindung den nämlichen Erfolg, den die Zumischung einer gewissen Quantität complementären Lichtes ausüben würde. Bleibt das Auge nicht auf dem Eindruck Roth ruhen, sondern geht es, nachdem derselbe merklich an Sättigung verloren hat, zu einem neuen Reize über, welcher dem gewöhnlichen weissen Lichte entspricht, so zeigt sich auch hier die Empfindung verändert. Die Netzhaut empfindet nun von den verschiedenfarbigen Strahlen, aus denen sich das Weiss zusammensetzt, die rothen in relativ verminderter Sättigung, d. h. so als wenn ihnen die Complementärfarbe beigemischt wäre es sieht daher das Weiss in einer zu Roth complementären, also grünlichen Färbung [1]. Auf diese Weise erzeugt jeder Farbeneindruck, wenn er längere Zeit angedauert hat und dann weisses oder weissliches Licht auf die Netzhaut trifft, ein complementäres Nachbild. Für rothe Eindrücke ist dieses Nachbild grünblau, für violette grüngelb, für grüne purpurn u. s. w. gefärbt [2]; für weisses Licht ist es schwarz, während umgekehrt ein schwarzes Object auf hellem Grunde ein weisses Nachbild hervorbringt. Denn dem schwarzen Object entspricht eine im Verhältniss zu der Umgebung relativ unermüdete Stelle der Netzhaut. Sobald aber, wie in diesem Fall, zugleich das Verhältniss der Empfindung zu den Empfindungen der umgebenden Theile in Betracht kommt, mengen sich die unten zu erörternden Contrasterscheinungen ein.

In den ersten Augenblicken nach einem stattgehabten Eindruck tritt das complementäre Nachbild nicht sogleich in seiner vollen Stärke hervor, weil die Erregung der Netzhaut den Reiz überdauert, so dass eine Empfindung von gleicher Beschaffenheit, ein gleichfarbiges Nachbild, zurückbleibt. Dieses letztere ist namentlich dann deutlich zu beobachten, wenn der Lichteindruck nur während einer kurzen Zeit stattfand das gleichfarbige Nachbild vergeht in diesem Falle oft, ohne von einem deutlich

1) Fechner, Poggendorff's Annalen, Bd. 50, S. 200, 427.
2) Siehe die Complementärfarbenpaare auf S. 410.

wahrnehmbaren complementären gefolgt zu sein. Hat dagegen der Reiz länger eingewirkt, so bemerkt man zuerst das gleichfarbige und dann das complementäre Nachbild. Der Uebergang des einen in das andere wird beschleunigt, wenn der nachfolgende Lichteindruck eine bedeutende Helligkeit besitzt. Am deutlichsten und dauerndsten sind daher die gleichfarbigen Nachbilder im dunkeln Gesichtsfeld des geschlossenen Auges; doch geschieht auch hier jener Uebergang, indem die schwache Helligkeit des dunkeln Gesichtsfeldes immerhin analog einem äusseren Lichtreize wirkt.

Das complementäre Nachbild einer Farbe ist entweder p o s i t i v oder n e g a t i v. Positiv nennt man dasselbe, wenn es in scheinbar gleicher oder sogar grösserer Helligkeit wie der ursprüngliche Eindruck, negativ, wenn es in verminderter Helligkeit gesehen wird. Bei weitem am häufigsten ist es n e g a t i v, erscheint also dunkler als das Object. Dies erklärt sich unmittelbar aus der Ermüdung oder, wie wir es mit Rücksicht auf unsere Darstellung des Farbensystems ausdrücken können, daraus dass die Empfindung in Folge der abgestumpften Reizbarkeit dem Pol des Schwarz auf der Farbenkugel sich nähert. P o s i t i v e complementäre Nachbilder kommen vorzugsweise dann vor, wenn die Nachbilder von Objecten im dunkeln Gesichtsfelde beobachtet werden [1]). Betrachtet man z. B. eine helle Flamme durch ein rothes Glas lang genug, damit das gleichfarbige Nachbild nicht auftreten kann, und schliesst man nun das Auge, so erscheint in dem dunkeln Grund des Gesichtsfeldes ein ausserordentlich intensiv grünes Nachbild der Flamme. Oeffnet man das Auge und sieht auf eine weisse Fläche, so wird das Nachbild augenblicklich verdunkelt. Dieselbe Netzhautstelle, die bei schwacher Lichtreizung scheinbar eine gesteigerte Erregbarkeit erkennen lässt, zeigt demnach bei starker Lichtreizung verminderte Erregbarkeit: in beiden Fällen aber wird gemischtes Licht in dem zur ursprünglichen Farbe complementären Tone gesehen. Offenbar muss daher in Bezug auf die Erregbarkeit für die verschiedenen Farbenstrahlen des gemischten Lichtes in beiden Fällen der nämliche Zustand bestehen: auch beim positiv complementären Nachbild muss Ermüdung für die ursprünglich gesehene Farbe vorhanden sein. Dass trotzdem das Nachbild hell auf dunkelm Grunde erscheint, können wir hier nur auf den Contrast beziehen, der überhaupt bei diesen Versuchen die Helligkeitsverhältnisse von Bild und Umgebung bestimmt. Wird ein

1) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, III, S. 95, und Moleschott's Untersuchungen, IX, S. 13. Helmholtz, Physiol. Optik, S. 384. Eine Erklärung der positiv complementären Nachbilder hat Brücke, der sie hauptsächlich studirte, nicht gegeben. Helmholtz hielt sie für eine Mischerscheinung, welche beim Wechsel des gleichfarbigen und des gewöhnlichen negativ complementären Nachbildes entstehe.

farbiges Object auf gleichmässig grauem Grund gesehen, so erscheint durch den Contrast das Object heller, der Grund dunkler, als sie in Wirklichkeit sind. Hierdurch erklärt es sich denn auch, dass die positiv complementären Nachbilder nur bei geschlossenem Auge oder im Dunkeln wahrnehmbar sind, alsbald aber in negative überspringen, wenn eine stärkere Erleuchtung des Gesichtsfeldes eintritt. Durch diesen Wechsel werden nur die Bedingungen des Contrastes, keine der sonstigen die Empfindung bestimmenden Verhältnisse geändert[1]).

Im Ganzen beruhen somit die Nachbilderscheinungen hauptsächlich auf drei Momenten, die in verschiedenen Fällen bald gemischt, bald von einander isolirt zur Geltung kommen: erstens auf dem direct durch den Lichtreiz hervorgerufenen Erregungsvorgang, der den Reiz immer merklich überdauert, zweitens auf der veränderten Reizbarkeit der Netzhaut, welche, nachdem der Erregungsvorgang vorüber ist, eine kürzere oder längere Zeit zurückbleibt; dazu kommt dann drittens noch unter bestimmten, unten noch näher zu erörternden Bedingungen der Contrast der Empfindungen. Die veränderte Reizbarkeit verursacht unter allen Umständen das complementäre Nachbild, sei es negativ oder positiv; das unmittelbare Fortwirken der Erregung dagegen kommt als gleichfarbiges Nachbild zur Erscheinung, der Contrast bestimmt hauptsächlich die grössere oder geringere Intensität, in welcher die Nachwirkungen der Erregung sich geltend machen[2]).

Die Nachbilderscheinungen können endlich dann noch einen verwickelteren Verlauf darbieten, wenn der Lichtreiz nicht einfarbig sondern gemischt war. In diesem Fall dauert nämlich die Erregung nicht immer in der gleichen Lichtbeschaffenheit an, sondern es tritt ein Farbenwandel ein, welcher darauf hinweist, dass die verschiedenen Farben, aus denen sich das gemischte Licht zusammensetzt, Netzhautreizungen von verschie-

---

1) Vgl. die unten folgenden Auseinandersetzungen uber den Contrast. Das ganze System der Nachbilder lässt sich nach den obigen Unterscheidungen in folgender Uebersichtstafel darstellen:

Positive		Negative	
Gleichfarbige.	Complementäre.	Gleichfarbige (nicht beobachtet und wahrscheinlich unmöglich).	Complementäre.

Erfolgt die Reizung durch weisses Licht, so fallen die Unterabtheilungen der gleichfarbigen und der complementären Nachbilder hinweg. Häufig werden die Bezeichnungen positive und gleichfarbige sowie negative und complementäre Nachbilder ohne weiteres einander substituirt, ein Sprachgebrauch, der wegen der Existenz der positiv complementären Nachbilder vermieden werden sollte.

2) Hering (Zur Lehre vom Lichtsinn. Wien 1878, S. 14, 43 u. f.) hat hervorgehoben, dass die Auffassung des negativen Nachbildes als einer Ermudungserscheinung in vielen Fällen nicht zureiche. Alle von Hering angeführten Beispiele lassen sich aber leicht aus dem Contrast ableiten, dessen Einmengung in die Nachbilderscheinungen allerdings nicht übersehen werden darf.

denem Verlauf hervorbringen. Wir wollen diese Erscheinung als farbiges Abklingen kurz dauernder Lichtreizungen bezeichnen[1]).

Schliesst man nach momentanem Anblicken eines hell leuchtenden weissen Objects das Auge, so wandelt sich das anfänglich positive weisse Nachbild durch Blau, Violett, Roth in das negative graue Nachbild um[2]). Eine ähnliche Erscheinung wird am Farbenkreisel beobachtet, wenn man der Scheibe desselben abwechselnd schwarze und weisse Sectoren gibt und eine Umdrehungsgeschwindigkeit wählt, bei welcher dieselben noch nicht zu einem gleichmässig grauen Eindruck zusammenfliessen. Man sieht dann ein farbiges Flimmern, indem bei mässiger Geschwindigkeit jedem schwarzen Sector eine röthliche Färbung vorangeht und eine bläuliche oder grünliche nachfolgt; bei etwas grösserer Rotationsgeschwindigkeit dehnt sich die röthliche Färbung vollständig über die weissen, die blaue über die schwarzen Sectoren aus[3]). Diese Erscheinungen erklären sich, wenn man annimmt, dass der Verlauf der Erregung von der Wellenlänge des Lichtes abhängig ist, und zwar muss die rothe Erregung anfänglich am schnellsten sinken, worauf sie dann aber lange Zeit braucht, um vollständig zu verschwinden. Die grüne Lichtreizung muss dagegen anfangs am langsamsten und zuletzt am schnellsten abnehmen, während die violette ein mittleres Verhalten darbieten wird[4]). Eine andere Erklärung fordert das farbige Flimmern der schwarzen und weissen Sectoren des Farbenkreisels. Hier weisen, wie Helmholtz bemerkte, die Erscheinungen darauf hin, dass das Ansteigen der Erregung mit verschiedener Geschwindigkeit geschieht, und zwar dass zuerst für Roth, später für Grün, Blau und Violett das Maximum der Reizung erreicht wird[5]). In der That wird diese Voraussage durch Versuche von Kunkel bestätigt, nach denen z. B. bei mittlerer Lichtintensität die zur Erreichung des Maximums erforderliche Zeit für rothes Licht 0,0573, für blaues 0,0916, für grünes 0,133 Sec. betrug[6]).

---

1) Gewöhnlich wird sie »farbiges Abklingen der Nachbilder« genannt. Die obige Benennung scheint mir aber zweckmässiger, um das Zusammenwerfen mit andern Nachbilderscheinungen zu vermeiden, da die kurze Dauer der Reizung bei den Versuchen, die uns hier speciell beschäftigen, durchaus wesentlich ist.

2) Fechner, Poggendorff's Annalen, Bd. 50, S. 445.

3) Fechner, ebend. Bd. 45, S. 227.

4) Helmholtz, Physiol. Optik, S. 372. Helmholtz bezieht, indem er auch hier die Young'sche Hypothese anwendet, die Erscheinungen auf einen verschiedenen Erregungsverlauf in den roth-, grün- und violettempfindenden Nervenfasern. Wir haben die Erklärung von dieser Hypothese unabhängig gemacht, da sich sehr wohl auch ohne die Annahme specifischer Nervenfasern oder Sehstoffe ein von der Wellenlänge abhängiger Verlauf der Erregung in der oben angedeuteten Weise denken lässt.

5) Helmholtz, Physiol. Optik, S. 380, 381.

6) Kunkel, Pflüger's Archiv f. Physiologie, Bd. 9, S. 197. Die weiteren numerischen Ermittelungen über die Zeitverhältnisse der Lichtreizung übergehen wir hier, da sie von ausschliesslich physiologischem Interesse sind. Sie finden sich zusammengestellt in meinem Lehrbuch der Physiologie, 4. Aufl., § 123 (S. 665 f.).

Die Nachbilder und die übrigen auf veränderliche Reizbarkeit hinweisenden Erscheinungen lehren, dass die Lichtempfindung eine Function nicht bloss der Wellenlänge sondern auch des jeweiligen Zustandes der Netzhaut ist. Alle bisherigen Beobachtungen bezogen sich darauf, dass die Reizbarkeit einer gegebenen Netzhautstelle theils durch die bleibenden Eigenschaften derselben, wie individuelle Reizempfänglichkeit, Lage in Bezug auf das Netzhautcentrum, theils durch vorangegangene Reizungen, welche sie getroffen haben, bestimmt ist. Daneben zeigen nun aber weitere Erfahrungen, dass die Lichtempfindung, welche durch Reizung einer Netzhautstelle entsteht, zugleich Function des Reizungszustandes ist, in welchem sich andere, namentlich benachbarte Stellen befinden. Die hierdurch entstehenden Erscheinungen werden als Contraste bezeichnet.

Legt man von zwei schwarzen Objecten gleicher Beschaffenheit, z. B. von zwei aus mattschwarzem Papier geschnittenen Quadraten, das eine auf einen weissen, das andere auf einen grauen Hintergrund, so erscheint das erste dunkler als das zweite. Ebenso sieht ein weisses Object auf schwarzem Grunde heller als das nämliche Object auf grauem Grunde aus. Hieraus geht hervor, dass die Helligkeit, in der ein Netzhauteindruck empfunden wird, nicht bloss von seiner eigenen Lichtstärke, sondern auch von der Lichtstärke seiner Umgebung abhängt, indem unsere Empfindung um so mehr in einem bestimmten Sinne ausgeprägt ist, je mehr sie in der Umgebung durch die Beschaffenheit des dort stattfindenden Eindrucks nach entgegengesetzter Richtung bestimmt wird. Eben desshalb hat man die Erscheinung einen Gegensatz oder Contrast der Empfindungen genannt. In ähnlichem Sinne werden die letzteren beeinflusst, wenn farbige und gleichzeitig in der Umgebung andersfarbige Eindrücke stattfinden. Wie die Helligkeitsempfindung um so grösser ist, je stärker der Gegensatz zur Helligkeit der Umgebung, so ist die Farbenempfindung um so gesättigter, in je grösserem Gegensatze sie sich zur Farbenempfindung umgebender Netzhautstellen befindet. Die Farben des grössten Gegensatzes sind aber die auf der Farbentafel einander gerade gegenüberliegenden Complementärfarben. Jede Farbe wird daher dann in grösster Sättigung empfunden, wenn die umgebende Netzhaut von einem complementärfarbigen Eindruck getroffen wird. Um also die einzelnen Farben im Maximum ihrer Sättigung erscheinen zu lassen, muss man z. B. Roth auf grünblauem, Gelb auf violettem, Grün auf purpurrothem Grunde betrachten. Augenscheinlich besteht hier eine Beziehung zwischen den Contrasterscheinungen und den Nachbilderphänomenen. Eine gegebene Netzhautstelle ist dann in einen Zustand versetzt, in welchem sie zur möglichst gesättigten Empfindung einer Farbe disponirt ist, wenn man sie zuvor für die Complementärfarbe ermüdet hat. Man hat daher auch die durch Ermüdung hervorgerufene

Veränderung als successiven Contrast bezeichnet und davon die eigentlichen Contrasterscheinungen, welche auf der Wechselbeziehung jeder empfindenden Stelle zu ihrer Umgebung beruhen, als simultanen Contrast unterschieden. Der successive kann natürlich neben dem simultanen Contrast bestehen. Man kann zuerst einer Netzhautstelle durch Reizung ihrer selbst und hierauf, während der Eindruck stattfindet, durch Reizung ihrer Umgebung mit complementärem Lichte oder mit entgegengesetzter Lichtintensität die möglichst grosse Empfindlichkeit für einen gegebenen Lichtreiz verleihen. Jeder Eindruck wird daher dann am entschiedensten in der ihm eigenen Farbe und Helligkeit empfunden, wenn er ebensowohl durch successiven wie durch simultanen Contrast gehoben ist.

Man kann leicht beobachten, dass es sehr mannigfaltige Grade des Contrastes gibt. Wie wir eine Netzhautstelle in verschiedenem Masse für eine bestimmte Farbe ermüden und hierdurch die Reizbarkeit für die ihr complementäre vergrössern können, indem wir kürzer oder länger, in grösserer oder geringerer Sättigung den ermüdenden Farbeneindruck wirken lassen: so sind auch beim simultanen Contrast die verschiedensten Abstufungen möglich. Diese sind, wenn es sich um Farbencontraste handelt, von dem Sättigungsgrad der contrastirenden Farben, und wenn es sich um Helligkeitscontraste handelt, von der Lichtstärke der Eindrücke abhängig. Legt man ein weisses Object von immer gleicher Beschaffenheit, z. B. ein Quadrat aus weissem Papier, auf verschiedene neben einander gestellte dunkle Flächen, die von vollkommenem Schwarz durch dunkles Grau bis zu Lichtgrau abgestuft sind, so erscheint das weisse Object in abgestufter Helligkeit, auf dem schwarzen Grunde am hellsten, auf dem lichtgrauen Grunde am wenigsten hell. Variirt man nun aber nicht bloss die Helligkeit des Grundes, sondern auch diejenige des Objectes, so bemerkt man, dass ein lichtgraues Papier auf schwarzem Grunde in seiner Helligkeit verhältnissmässig viel mehr gehoben erscheint als ein weisses Papier auf demselben schwarzen Grunde: beide Papiere erscheinen nämlich vollkommen gleich weiss. Es geht aus dieser Beobachtung hervor, dass der Contrast bei einer gewissen Helligkeitsdifferenz der Eindrücke sein Maximum erreicht.

Bei farbigen Eindrücken lässt sich der Grad des Contrastes in doppelter Weise variiren: erstens indem man den Farbenton der contrastirenden Eindrücke verändert, und zweitens indem man mit dem Sättigungsgrad derselben wechselt. In ersterer Beziehung wurde schon hervorgehoben, dass Complementärfarben den grössten Contrast geben. Dieser vermindert sich daher, ob man die Farbentöne einander näher oder entfernter wählt. Für die Empfindung läuft beides wegen der geschlossenen Gestalt der

Farbencurve auf dasselbe hinaus: hier sind alle nicht complementären Farben einander näher als die Ergänzungsfarben, und die Hebung durch den Contrast vermindert sich mit dieser Annäherung. Dabei bestehen, so lange man nur den Farbenton ändert, die Sättigung aber constant erhält, die eintretenden Veränderungen ebenfalls nur in Aenderungen des Farbentons. Ist also das Maximum des Contrastes dann erreicht, wenn die beiden Farben einander complementär sind, wo sie beide in der grössten Reinheit des Farbentons gesehen werden, so ändert sich dies mit der Verschiebung der beiden Farben dergestalt, dass der Ton einer jeden in einem Sinne modificirt erscheint, welcher der Annäherung an das nächstliegende Complementärfarbenpaar entspricht. Nennen wir mit Brücke[1]) diejenige Farbe, welche durch eine andere beeinflusst wird, die inducirte, diejenige dagegen, welche den Einfluss ausübt, die inducirende, so lassen sich die Erscheinungen der Farbeninduction durch Contrast am zweckmässigsten in der Weise studiren, dass man von der Farbe, welche man als inducirte benützen will, Objecte von gleicher Grösse und Farbe, also z. B. Papierstücke, die mit möglichst gesättigten Pigmenten bemalt sind, auf eine Reihe neben einander gelegter grösserer Papierstücke legt, die ungefähr nach den Hauptfarben des Spektrums abgestuft sind. Man kann dann das farbige Object als die inducirte, den andersfarbigen Hintergrund als die inducirende Farbe betrachten. Legt man auf diese Weise z. B. rothe Papierstücke neben einander auf einen orange, gelb, gelbgrün, grün, grünblau u. s. w. gefärbten Hintergrund, so erscheint das Roth in völlig unverändertem Farbenton auf seinem complementären, also dem blaugrünen Hintergrund. Schon auf grünem erscheint es etwas in Purpur verändert, auf Gelbgrün, Gelb, Orange nimmt es allmälig einen violetten und selbst bläulichen Schimmer an, wogegen es sich auf Blaugrün, Blau u. s. w. mehr dem Orange und Gelb nähert. In ähnlicher Weise bleibt Grün unverändert auf dem ihm complementären Purpur; auf den gegen das Ende des Spektrums gelegenen Farben nimmt es einen gelblichen, auf den gegen den Anfang gelegenen einen bläulichen Farbenton an. Achtet man gleichzeitig auf den Farbenton des Grundes, so bemerkt man übrigens, dass regelmässig auch dieser, und zwar in entgegengesetztem Sinne verändert erscheint. Während also z. B. Roth auf gelbem Hintergrunde einen bläulichen Schein annimmt, erhält der gelbe Hintergrund selbst einen grünlichen Schimmer. Jede inducirende Farbe wird somit durch diejenige, auf welche sie inducirend wirkt, immer zugleich selbst inducirt. Wir können uns diesen wechselseitigen Einfluss beim Contraste am einfachsten veranschaulichen, wenn wir zwei Farbenkreise concentrisch zu einander

1) Denkschriften der Wiener Akademie. Math.-naturw. Cl. III, S. 98.

construiren, beide aber um 360° gegen einander gedreht denken, so dass jeder Farbe am einen Kreise die Complementärfarbe am andern entspricht (Fig. 116)[1]. Denken wir uns nun die eine der einander inducirenden Farben durch ein Segment des inneren Kreises repräsentirt, so geben die zusammentreffenden Segmente des äusseren und inneren Kreises immer die Richtung der Veränderung an. Wählen wir z. B. Grün auf rothem Grunde, so bedeutet dies, da Grün mit Purpur, Roth mit Blaugrün zusammenfällt, dass das Grün so modificirt ist, als wenn ihm Blaugrün, das Roth so, als wenn ihm Purpur beigemischt wäre. Wählen wir aber Grün auf purpurrothem Grunde, so bezeichnet das Zusammentreffen beider in Fig. 116, dass sie sich in ihrem Farbenton unverändert bestehen lassen. Als allgemeine Regel für den Farbenwechsel in Bezug auf den Farbenton gilt also der Satz, dass jede Farbe im Sinne ihrer Complementärfarbe verändernd wirkt. Dies ist der Grund, wesshalb man die Complementärfarben auch Contrastfarben genannt hat.

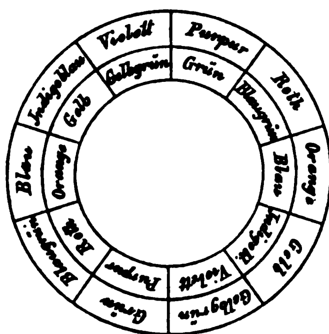


Fig. 116.

Ausser vom Farbenton ist die Contrastwirkung von der Sättigung der Farben abhängig. In dieser Beziehung gilt das allgemeine Gesetz, dass eine Farbe um so schwerer durch Contrast verändert werden kann, je gesättigter sie ist. Hiervon kann man sich bei dem oben erwähnten Versuch über die Farbeninduction gleichfarbiger Papierstücke auf verschiedenfarbigem Grund leicht überzeugen. Die Veränderung wird nämlich viel deutlicher, wenn man die farbigen Papiere mit weissem Seidenpapier oder mit einer Platte aus Milchglas bedeckt, durch welches die Farben hindurchscheinen, aber in ihrer Sättigung bedeutend vermindert sind. Jetzt hat z. B. ein rothes Object auf indigblauem Grunde nicht mehr bloss einen gelblichen Schimmer, sondern es sieht vollständig gelb, der indigblaue Grund aber sieht blaugrün aus. Während man bei den gesättigten Farben trotz des Contrastes ziemlich leicht erkennt, dass die einzelnen aufgelegten Stücke aus demselben Papier geschnitten sind, ist dies bei den weisslichen Farben nicht mehr möglich, sondern man hält die Farben für durchaus verschiedene.

Da das Weiss als der geringste Sättigungsgrad einer jeden Farbe betrachtet werden muss, so sind weisse oder graue Objecte am günstigsten,

---

1) A. Rollett, Wiener Sitzungsberichte. März 1867.

um möglichst grosse Contrastveränderungen hervortreten zu lassen. Ein farbloses Object wirkt gar nicht mehr inducirend auf einen andern Farbenton, es selbst empfängt aber von einem solchen die grösste inducirende Wirkung, indem es rein in der Contrastfarbe, ohne jede Beimengung einer andern Farbe, gesehen wird. Wir können uns hiernach diese Abhängigkeit des Contrastes vom Sättigungsgrad am einfachsten in folgender Weise vorstellen. Eine Farbe *A* modificirt die auf einer benachbarten Netzhautstelle stattfindende Empfindung so, als wenn der hier einwirkende Eindruck *B* mit einer gewissen Menge zu *A* complementärfarbigen Lichtes gemengt wäre. Die Empfindung *B* muss daher der Complementärfarbe zu *A* um so mehr sich nähern, je weniger gesättigt ihr ursprünglicher Farbenton ist, und sie geht vollständig in die Complementärfarbe über, wenn jene Sättigung null wird. Ein Versuch, welcher die Contrastfarben vorzugsweise lebhaft zur Erscheinung bringt, besteht daher in dem folgenden von H. Meyer [1]) angegebenen Verfahren. Man bringt auf ein farbiges Papier ein kleineres graues oder schwarzes Papierstückchen und überdeckt das Ganze mit einem Bogen durchsichtigen Briefpapiers: es erscheint nun das graue Feld sehr deutlich in der Contrastfarbe. Hierbei wird der Contrast offenbar noch dadurch begünstigt, dass das Briefpapier eine gleichmässige Fläche herstellt, auf der nicht durch die Begrenzungslinien der verschiedenen Objecte gegen einander die Wechselwirkung der Empfindungen geschwächt wird. Aehnlich starke Contrastwirkungen erhält man, wenn man durch Spiegelung die deutliche Begrenzung der Objecte aufhebt, wie in dem Versuch von Ragoni Scina (Fig. 117) [2]). Man nimmt eine horizontale und eine verticale weisse Papierfläche, zu denen eine farbige Glasplatte unter einem Winkel geneigt ist; auf der horizontalen Fläche bringt man ein schwarzes Papierstückchen *a* an. In Folge dessen empfängt das Auge *o* in der Richtung *a o* fast nur weisses Licht, welches von *b* kommt und an der Oberfläche der farbigen Glasplatte reflectirt wird, überall sonst bekommt es zugleich gebrochenes Licht, welches durch die Glasplatte stark gefärbt ist. Es erscheint nun der Fleck *a* deutlich in der Complementärfarbe der Glasplatte [3]). Man kann diesen Versuch auch in folgender Weise modificiren. Man nimmt die

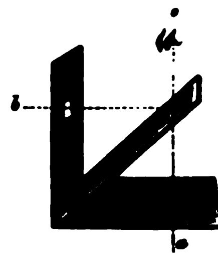


Fig. 117.

1) Poggendorff's Annalen, Bd. 95, S. 170.
2) Helmholtz, Physiologische Optik, S. 405.
3) Es ist zweckmässig hierbei die Glasplatte probeweise hin- und herzudrehen, bis das gespiegelte Licht diejenige Helligkeit hat, bei welcher der Contrast am schärfsten hervortritt.

verticale Papierfläche nicht weiss sondern schwarz, klebt aber bei *b* ein weisses Papierstückchen von gleicher Grösse wie *a* auf, dessen Reflexbild mit *a* zusammenfällt. Jetzt erscheint die Farbe der Glasplatte viel gesättigter als im vorigen Fall, weil nur noch das von ihr durchgelassene Licht ins Auge gelangt: wieder erscheint die Stelle *a* deutlich in der Complementärfarbe. Aber es tritt nun gleichzeitig zwischen dem hellen Spiegelbild und dem dunkelfarbigen Grunde ein Helligkeitscontrast auf: das Spiegelbild des weissen Papierstückchens erscheint daher heller, d. h. minder gesättigt, als wenn man auch für den Reflex eine gleichförmig weisse Fläche nimmt, durch welche die Farbe der Glasplatte an Sättigung vermindert wird. Hieraus geht hervor, dass der Contrast nicht bloss mit der Sättigungsabnahme der inducirten Farbe wächst, so dass er bei der Sättigung null sein Maximum erreicht, sondern dass er bis zu einer gewissen Grenze auch mit der Sättigungsabnahme der inducirenden Farbe zunimmt. Diese Grenze wird, falls das in der Contrastfarbe gesehene Object selbst farblos ist, dann erreicht, wenn die inducirende Farbe hell genug ist, um mit dem inducirten Object Helligkeitscontrast zu geben, und wenn sie doch noch hinreichende Sättigung besitzt, um einen deutlichen Farbeneindruck zu verursachen. Das inducirte farblose Object aber muss einerseits hinreichend dunkel sein, um Helligkeitscontrast mit dem lichteren Grunde zu geben, anderseits muss es doch hell genug sein, damit überhaupt noch eine Lichtreizung von gewisser Intensität stattfindet. Die lichtschwächsten Eindrücke können, da sie nur ein Minimum von Empfindung bewirken, auch in ihrer Empfindungsqualität durch den Contrast nicht erheblich geändert werden. So kommt es, dass ein dunkles Grau auf farbigem Grunde von geringer Sättigung diejenige Bedingung für den Contrast darbietet, wobei die Contrastfarbe in möglichst grosser Sättigung gesehen wird. Vermehrt man die Sättigung des farbigen Grundes oder die Helligkeit des inducirten Objectes über diesen günstigsten Punkt, so nimmt in beiden Fällen die Sättigung der Contrastfarbe ab. Dasselbe geschieht aber auch, wenn man die Helligkeit des inducirten Objects vermindert, weil sich nun die Farbenempfindung in Folge der geringen Lichtintensität dem Pol des Schwarz nähert. Hierin liegt die Erklärung für die Wirkung des durchscheinenden Briefpapiers in Meyer's Versuch. Bei letzterem erscheint die Contrastfarbe dann am meisten gesättigt, wenn man auf ein Papier von gesättigter Farbe ein kleineres schwarzes Papierstückchen legt und dann den Briefbogen darüber deckt. Durch den letzteren wird die Sättigung des farbigen Grundes gerade in zureichendem Grade vermindert und das Schwarz des Papierstückchens in ein dunkles Grau verwandelt. Der Contrast vermindert sich dagegen sehr, wenn man statt des schwarzen ein weisses Papierstückchen unterlegt. Wählt man anderseits ein sehr

durchscheinendes Seidenpapier zur Bedeckung des schwarzen Papierstückchens und seines Grundes, so muss man mehrere Bogen desselben über einander schichten, bis dasjenige Verhältniss der Helligkeit getroffen ist, bei welchem der Contrast ein Maximum wird.

Das geeignetste Mittel zur Bestimmung jener Helligkeits- und Sättigungsgrade, welche für den Contrast am günstigsten sind, bietet der Farbenkreisel[1]. Gibt man der Scheibe desselben mehrere farbige Sectoren, deren jeder an einer bestimmten Stelle durch ein schwarzes Zwischenstück unterbrochen ist, wie in Fig. 148, wo die farbigen Theile der Sectoren durch graue Schattirung angedeutet sind, so erscheint bei rascher Rotation die ganze Scheibe in einem weisslichen Farbenton, an der Stelle des Zwischenstücks erscheint aber ein Ring in der Complementärfarbe. Nun lässt sich leicht die Farbe des Grundes an Sättigung vermehren oder vermindern, indem man die Breite der Sectoren grösser oder kleiner wählt, und ebenso lässt sich die Helligkeit des Ringes vermehren oder vermindern je nach der Breite, die man dem schwarzen Zwischenstück gibt. Bei einem bestimmten Verhältniss der Sectorenbreite ist aber die Sättigung der Contrastfarbe am grössten. Man findet auch hier, dass dieses günstigste Verhältniss dann erreicht wird, wenn die schwarzen Sectorenstücke für sich, also nach Bedeckung des übrigen Theils der Scheibe, bei rascher Rotation als ein dunkelgrauer Ring erscheinen, die farbigen Sectoren aber eine so schwach gesättigte Farbe erzeugen, dass dieselbe eben noch deutlich zu erkennen ist. Wird der Farbenton durch vergrösserte Sectorenbreite etwas gesättigter gewählt, so nimmt die Sättigung des durch Induction complementär gefärbten Ringes ab. Man kann nun diesen seiner vorigen Sättigung wieder näher bringen, wenn man auch die schwarzen Sectorenstücke etwas breiter nimmt, so dass sich dasselbe Helligkeitsverhältniss wie zuvor wieder herstellt. Aber sehr bald erreicht man eine Grenze, wo der graue Ring so dunkel wird, dass dadurch sein Farbenton wieder abnimmt. Nicht bloss das Helligkeitsverhältniss sondern auch die absolute Helligkeit der Eindrücke muss also einen bestimmten Werth besitzen, wenn der Contrast am stärksten ausfallen soll.

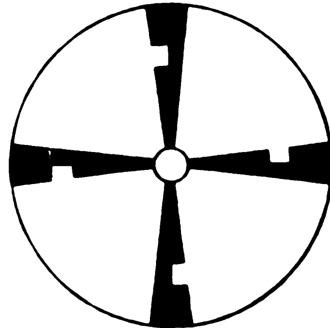


Fig. 148.

Auf denselben Bedingungen beruhen die Complementärfarben, welche graue Schatten auf einem farbigen Grunde zeigen. Helligkeit des Schattens

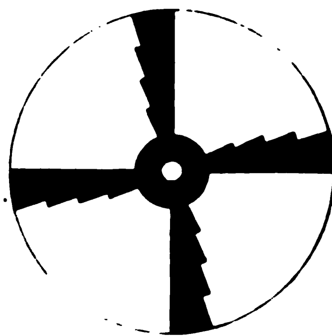
[1] Helmholtz, Physiol. Optik, S. 414.

und Sättigung der inducirenden Farbe stehen hierbei meistens in einem für die Erzeugung des Contrastes günstigen Verhältniss. Dahin gehört die bekannte Erscheinung, dass die Schatten in der röthlichen Beleuchtung der Abendsonne oder des Lampenlichtes grünblau gefärbt sind. In allen möglichen Contrastfarben lassen sich die Schatten hervorbringen, wenn man Sonnen- oder Lampenlicht durch gefärbte Gläser treten lässt und in dieser farbigen Beleuchtung Schatten entwirft. Die subjective Natur der so auftretenden Contrastfarben erhellt deutlich aus einer von Fechner angegebenen Modification dieses Schattenversuchs[1]. Nimmt man nämlich eine innen geschwärzte Röhre und blickt durch dieselbe auf den farbigen Schatten, so dass aus der Umgebung desselben kein Licht in das Auge eindringt, so erscheint derselbe fortan gerade so gefärbt, als da man ihn mit freiem Auge betrachtete; die Färbung verschwindet aber selbst dann nicht, wenn man durch Wegziehen der gefärbten Glasplatte die farbige Beleuchtung aufhebt oder dieselbe durch eine zweite Glasplatte in eine andersfarbige verwandelt. Betrachtet man umgekehrt einen Schatten in weissem Lichte, der nun rein grau erscheint, durch eine Röhre, und ersetzt man, während das Auge unverrückt durchsieht, die weisse durch eine farbige Beleuchtung, so bleibt trotzdem der Schatten rein grau, falls man nicht etwa an eine Grenze desselben kommt, wo man die umgebende farbige Beleuchtung wahrnimmt, und wo dann augenblicklich die Complementärfarbe auftritt. Dieser Versuch ist namentlich auch desshalb belehrend, weil er zeigt, wie der inducirende Farbeneindruck sogar beseitigt werden kann, ohne dass seine Wirkung schwindet: nur muss dies allerdings so geschehen, dass erstens der inducirte Eindruck ohne Unterbrechung fortdauert, und dass zweitens keine neue inducirende Wirkung dazu tritt. Die Contrastfarbe des durch die Röhre betrachteten Schattens verschwindet daher, wenn man einige Zeit das Auge schliesst und dann wieder öffnet, oder wenn man an die Grenze des Schattens kommt und die Umgebung in einer neuen Farbe beleuchtet findet. Auch überdauert die Contrastwirkung stets nur eine gewisse Zeit die Fortdauer des inducirenden Eindrucks. Betrachtet man längere Zeit den Schatten durch die Röhre, so blasst allmälig die Contrastfarbe ab und schwindet endlich gänzlich.

Die zuletzt besprochenen Beobachtungen zeigen, dass jede Lichtreizung eine constante Wirkung auszuüben strebt, welche aber, sobald gleichzeitig andere inducirende Eindrücke vorhanden sind, je nach den besonderen Bedingungen über die Inductionswirkung überwiegt oder hinter ihr zurücktritt. Besonders deutlich tritt dieses Verhältniss noch in einer Reihe von Erscheinungen hervor, die wir kurz als Randwirkungen des Contrastes

1) Poggendorff's Annalen, Bd. 50, S. 438.

bezeichnen können. Ein breiter Schatten in einer farbigen Beleuchtung erscheint an seiner Grenze gegen die letztere in deutlicher Contrastfarbe, diese nimmt aber mit der Entfernung von der Grenze allmälig ab und verschwindet endlich völlig. Wählt man bei dem MEYER'schen Versuch das untergeschobene schwarze Papier sehr gross, so zeigt es nur noch am Rand deutlichen Contrast. Am schönsten lassen sich die Erscheinungen des Randcontrastes wieder mittelst der rotirenden Scheiben des Farbenkreisels hervorbringen[1]. Bringt man auf einer weissen Scheibe schwarze Sectoren an, deren Breite sich, wie die Fig. 119 zeigt, von innen nach aussen vermindert, so müssten, wenn kein Contrast stattfände, bei der Rotation graue Ringe erscheinen, deren Helligkeit von innen nach aussen abnähme, aber innerhalb eines jeden Abschnitts constant bliebe. Doch dies ist nicht der Fall, sondern jeder Ring erscheint nach innen, wo der nächste dunklere anstösst, heller, fast weiss, nach aussen, wo der nächste hellere anstösst, dunkler. Nimmt man eine Scheibe wie Fig. 118 (S. 445), wählt aber die beiden an die schwarzen Mittelstücke anstossenden Sectorenabschnitte von verschiedener Farbe, z. B. die inneren roth, die äusseren gelb, so erscheint bei der Drehung auch der mittlere graue Ring in verschiedenen Contrastfarben, nach innen nämlich grünblau, nach aussen violett. Dieselbe Erscheinung lässt sich noch in der mannigfachsten Weise variiren:


Fig. 119.

immer erscheint der Contrast da am deutlichsten, wo die Helligkeit oder der Farbenton rasch sich ändert; Contrastwirkungen in entgegengesetztem Sinne lassen sich daher nahe neben einander hervorbringen, wenn man Helligkeit oder Farbenton in nahen Abständen in entgegengesetztem Sinne sich ändern lässt. Auch an Nachbildern lassen sich, wie HERING gezeigt hat, solche Randwirkungen beobachten[2]. Die Nachbilder eignen sich dazu, ähnlich wie die Mischungen an rotirenden Scheiben, wegen der geringen Helligkeits- und Sättigungsgrade, die ihnen, so lange sich nicht starke Contrastwirkungen geltend machen, zukommen; wir haben aber oben (S. 444) gesehen, dass nicht nur für den inducirten sondern auch für den inducirenden Eindruck gedämpfte Farben- und Helligkeits-

1) HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 413.

2) HERING, Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl. 3. Abth. Bd. 66 und 68. Auch separat erschienen u. d. T.: Zur Lehre vom Lichtsinn. 1.—3. Mittheilung.

stufen am günstigsten sind. Erzeugt man nun z. B. von zwei nahe bei einander befindlichen hellen Scheiben auf dunklerem Grunde ein negatives Nachbild, so sieht man zwei dunkle Scheiben, deren jede von einem hellen Lichthof umgeben ist, und an der Stelle wo die beiden Lichthöfe sich decken empfindet man verstärkte Helligkeit. Das negative Nachbild des in Fig. 120 dargestellten Quadrates besteht aus einem weissen Rechteck rechts und einem schwarzen links mit einer durch den Randcontrast erzeugten Grenzzone von verstärktem Helligkeitsunterschied. Ausserdem aber erscheint das Nachbild des schwarzen Querstreifens von noch intensiverer Helligkeit, indem hier der Contrast gegen zwei begrenzende dunkle Nachbilder zur Geltung kommt. Verdunkelt man endlich diese Nachbilder noch weiter durch Projection auf einen schwarzen Hintergrund, so wird der weisse Nachbildstreifen noch mehr in seiner Helligkeit gehoben. Alle diese Versuche, die sich noch mannigfach variiren lassen, zeigen, dass die Stärke des Contrastes erstens von der räumlichen Nähe der contrastirenden Eindrücke abhängt, dass sie zweitens zunimmt mit der Häufung der inducirenden Einflüsse, und dass sie endlich für bestimmte mässige Helligkeitsverhältnisse der Eindrücke günstiger ist als für andere. Die letztere Bedingung ist auch offenbar die Ursache, dass, wie HERING bemerkte, die Contraste bei Nachbildern in bestimmten Phasen des Abklingens stärker sind als in andern[1]).

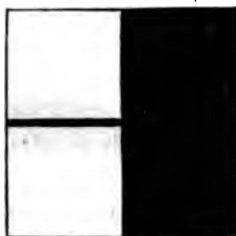


Fig. 120.

Während es sich in den vorstehenden Beobachtungen darum handelte, der inducirenden über die constante Wirkung der Lichteindrücke möglichst das Uebergewicht zu verschaffen, lassen sich leicht auch Bedingungen herstellen, bei denen durch geeignete Modification des Versuchs die unmittelbare Induction ganz zum Verschwinden kommt oder abwechselnd bald verschwindet bald hervortritt. Klebt man ein graues Papierstückchen auf eine farbige Glasplatte oder auf ein gefärbtes Papier, und wählt man auch die Helligkeitsverhältnisse möglichst günstig für die Erzeugung der Contrastfarbe, so erscheint doch das graue Papier in der Nähe betrachtet kaum in einem Anflug der Contrastfarbe. Begibt man sich aber in grössere Entfernung, damit die scharfe Begrenzung verschwinde, so tritt die Contrastfarbe deutlicher hervor. Hieran trägt die eintretende Verkleinerung des Netzhautbildes nicht die Schuld, wie man sich bei wechselnder Grösse des aufgeklebten Papierstücks leicht überzeugen kann.

1) Weitere Versuche, welche die obigen Regeln bestätigen, siehe bei MACH, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 52, S. 303, Bd. 54, S. 393, und Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, II, S. 38.

Am deutlichsten zeigt sich dieser Einfluss der Begrenzung beim Meyer-schen Versuch. Legt man in die Nähe der Stelle, an welcher das in der Contrastfarbe gesehene schwarze Papierstück durch das Briefpapier schimmert, ein graues Papierschnitzel, welches genau dieselbe Helligkeit wie das erste nach seiner Bedeckung mit dem Briefpapier besitzt, so erscheint trotzdem das unbedeckte Papier nur wenig in der Contrastfarbe[1]. Die umgekehrte Form des Versuchs ist die folgende: man zieht auf dem Briefpapier, welches die farbige Fläche sammt contrastirendem Fleck bedeckt, eine Grenzlinie um den letzteren; augenblicklich verschwindet dann die Contrastwirkung und stellt sich nun auch bei Betrachtung aus grösserer Ferne nicht mehr ein. Aehnlich verschwindet bei den Versuchen am Farbenkreisel die Contrastwirkung, wenn man die Stellen, an denen sich die contrastirenden Theile der Scheibe berühren, durch eine Linie begrenzt, wenn man also in Fig. 118 an den gegen das schwarze Mittelstück gerichteten Sectorenabschnitten schwarze Kreislinien zieht, oder wenn man in Fig. 119 alle einzelnen Sectorenabschnitte durch schwarze Kreislinien von einander trennt. Offenbar sind wir demnach gegen die Contrastwirkung so lange unempfindlicher, als ein Grund gegeben ist, die einander inducirenden Eindrücke auf gesonderte Objecte zu beziehen. Hier scheint dann unsere Empfindung theilweise in einen Zustand zu kommen, der ihr abgesehen von der wechselseitigen Induction verschiedenartiger Eindrücke eigen ist. Diese Befreiung von der Contrastwirkung kann nur darauf bezogen werden, dass der Grad, bis zu welchem eine Empfindung durch die Eindrücke anderer Netzhautstellen bestimmt wird, etwas veränderlich ist, und dass dabei der Einfluss früherer Eindrücke von gleichfarbiger Beschaffenheit mitwirkt. Die Empfindung Weiss kann einerseits modificirt werden durch andere gleichzeitige Eindrücke, anderseits aber wirkt auf sie befestigend die Reproduction gleichartiger Erregungszustände. Die letztere Wirkung wird im allgemeinen da überwiegen, wo wir die Empfindung auf ein besonderes Object beziehen. Das nämliche Moment ist offenbar bei einer interessanten, von Helmholtz gefundenen Modification der Meyer'schen Versuche wirksam: Wählt man ein graues Papierstückchen aus, welches dem Briefpapier auf der dunkeln Unterlage vollkommen gleich ist, und schiebt man dasselbe dicht neben diese Stelle, so kann bei aufmerksamer Vergleichung der Contrast völlig verschwinden, kehrt aber sogleich wieder, wenn man das zum Vergleich genommene Papierstück entfernt.

1) Helmholtz a. a. O. S. 404.

Die Theorie der Lichtempfindungen hat von den sämmtlichen Erscheinungen Rechenschaft zu geben, die wir kennen lernten. Sie hat also insbesondere zu erklären: 1) die subjectiven Beziehungen der Lichtqualitäten, wie sie in der geschlossenen Gestalt der Farbencurve und der Abstufung aller Farbentöne ins Farblose ihren Ausdruck finden, 2) das Mischungsgesetz, welches auf die Existenz der drei Grundfarben zurückführt, 3) die Verhältnisse des Verlaufs der Lichterregung, welche in den Nachbildern hervortreten, und endlich 4) die eigenthümlichen Erscheinungen der Wechselwirkung gleichzeitiger Lichterregungen, welche bei den Contrasterscheinungen beobachtet werden. Die Lösung dieser theoretischen Aufgabe ist in erster Linie eine physiologische, aber da den physiologischen Vorgängen in diesem Fall durchgängig bestimmte Bewusstseinsphänomene entsprechen, so kann sich auch die Psychologie ihrer Erörterung nicht entziehen. Die aufgestellten Hypothesen sind meistens einseitig von einer der soeben hervorgehobenen vier Gruppen von Erscheinungen ausgegangen, und es ist daher begreiflich, dass keine derselben zur Erklärung des ganzen Gebietes vollständig zureicht.

Zunächst hat die subjective Verwandtschaft der beiden Endfarben des Spektrums die Aufmerksamkeit gefesselt, und es wurde daher schon von NEWTON[1], unter Hinweis auf die nahezu doppelt so grosse Schwingungszahl des violetten gegenüber der des rothen Lichtes[2], diese Verwandtschaft von Roth und Violett in Analogie gebracht mit der Verwandtschaft des Grundtons und seiner Octave. Obgleich nun aber der Versuch, diese Analogie auch auf die zwischenliegenden Farbenintervalle auszudehnen, nicht durchführbar ist[3]) und überhaupt vermöge der völligen Verschiedenheit der Reizungsvorgänge in beiden Fällen einer solchen Vergleichung die nöthige Grundlage fehlt, so lässt sich immerhin nicht bestreiten, dass der Beziehung jener subjectiven Verwandtschaft der rothen und violetten Farbe zu den Schwingungsverhältnissen des objectiven Lichtes eine gewisse Wahrheit zukommen könnte. Von dem photochemischen Reizungsvorgang, den wir voraussetzen, müssen wir jedenfalls annehmen, dass er mit der Annäherung an die doppelte Schwingungszahl wieder derjenigen Beschaffenheit ähnlich wird, die er bei den längsten Lichtwellen besitzt. Bei der sonstigen

1) NEWTON, Optice, lib. I, pars II.

2) Vgl. S. 411 Anm. 3.

3) Nach UNGER (POGGENDORFF's Annalen, Bd. 87, S. 121) bilden Roth, Grün und Violett einen dem Duraccord gleichenden consonanten Dreiklang. Die von DROBISCH Abhandl. der sächs. Ges. der Wiss. IV, S. 107) ausgeführte Berechnung stimmt aber damit nicht überein, da nach derselben ungefähr die Quarte, welche eine entschieden weniger vollkommene Consonanz als die Quinte ist, dem Verhältniss der Contrastfarben entspricht (ebend. S. 119). Dabei hat sich DROBISCH ausserdem genöthigt gesehen, um die Analogie zwischen Ton- und Farbenreihe überhaupt herstellen zu können, die Verhältnisszahlen der Lichtschwingungen auf eine gebrochene Potenz zu erheben.

durchgreifenden Verschiedenheit der Ton- und Farbenerregung lässt sich aber diese eine Analogie zu keinerlei weiteren Schlüssen benutzen.

Um so näher liegt es, zu diesem Zweck gerade auf jene Erscheinungen zurückzugreifen, in welchen die Verschiedenheit der Klang- und Lichtempfindungen vorzugsweise zu Tage tritt, auf die Mischungserscheinungen. Dies geschieht in der Young-Helmholtz'schen Hypothese, welche alle Lichtempfindungen auf drei den Grundfarben entsprechende Grundempfindungen zurückführt. Für das Wesen dieser Hypothese ist es gleichgültig, ob man die drei Grundempfindungen an die specifische Energie dreier Nervenfaserclassen oder an verschiedene Elemente der Netzhaut oder endlich an verschiedene Sehstoffe gebunden denkt. Allen diesen Vorstellungen ist die Annahme gemeinsam, dass aus nur drei specifisch verschiedenen physiologischen Processen alle Lichtempfindungen entstehen. Insofern man nun an der überall auch im Gebiet der Sinneslehre sich bestätigenden Voraussetzung festhält, dass den Differenzen der psychischen Vorgänge solche der physischen parallel gehen müssen, ist eine solche Annahme an und für sich unmöglich. Die Empfindung Gelb ist keine Mischung von Roth und Grün, Weiss ist keine Mischung von Roth, Grün und Violett u. s. w., also ist auch die Young'sche Hypothese mindestens in der ihr gewöhnlich gegebenen Form unhaltbar. Indem diese Hypothese die physikalischen Bedingungen, welche zur Hervorbringung aller Lichtempfindungen genügen, unmittelbar in physiologische Bedingungen umsetzt, gibt sie über die subjectiven Eigenschaften der Licht- und Farbenempfindung, über die Eigenthümlichkeit der farblosen Empfindung, über die Verwandtschaft der Anfangs- und Endfarbe des Spektrums, gar keine Rechenschaft. Daraus dass objectives Roth, Grün und Violett zur Erzeugung aller Lichtqualitäten genügen, dürfen wir offenbar noch nicht folgern, dass auch nur drei physiologische Vorgänge bei aller Licht- und Farbenempfindung existiren, sondern wir müssen, da die qualitativen Empfindungen, die durch jene drei objectiven Farben und ihre Mischungen hervorgebracht werden, sehr mannigfaltig sind, im Gegentheil schliessen, dass die physiologischen Effecte, welche aus der quantitativen Abstufung der drei Grundfarben hervorgehen, qualitativ sehr verschiedener Art sind. Auch die Erscheinungen der Farbenblindheit sind nicht in dem Sinne beweiskräftig, wie man geglaubt hat. Die totale Farbenblindheit, wie sie normaler Weise auf den seitlichsten Theilen, in seltenen Fällen aber sogar auf der ganzen Netzhaut vorkommt, ist sogar nach der Young'schen Hypothese völlig unverständlich; denn es lässt sich nur eine Anordnung der Nervenfasern, Netzhautelemente oder Sehstoffe denken, bei welcher die Beschaffenheit des objectiven Lichtes für die Empfindung gleichgültig wird: dies müsste dann geschehen, wenn nur eine Art von Elementen vorhanden wä- N...

könnte man zwar nöthigenfalls behaupten, dass ein total Farbenblinder in Wahrheit Alles entweder roth oder grün oder violett sehe; bei der excentrischen Farbenblindheit, bei welcher die Vergleichung mit den centralen Eindrücken möglich ist, lässt jedoch diese Ausflucht im Stich. Die partielle Farbenblindheit ferner beweist im höchsten Falle, dass die nicht selten vorkommende relative Unempfindlichkeit für gewisse Wellenlängen nicht in völlig variabler Weise über das ganze Spektrum vertheilt ist, sondern dass eine solche Unempfindlichkeit vorzugsweise existirt für die drei aus dem Mischungsgesetz abgeleiteten Grundfarben, wobei übrigens auch hier nicht ganz unbeträchtliche Verschiedenheiten in der Ausdehnung und bei den Grünblinden sogar in der Lage der nicht empfundenen Strahlen vorkommen, wie dies die variable Beschaffenheit der sogenannten Farbengleichungen bei Farbenblinden einer und derselben Classe beweist. Nun haben wir schon früher bemerkt, dass diese Lage der vorzugsweise nicht empfundenen Farbestrahlen an und für sich nichts auffallendes hat, da die Unempfindlichkeit für Roth oder Violett lediglich eine Verkürzung der empfindbaren Theile des Spektrums an der unteren und oberen Grenze bedeutet, das Grün aber in der Farbencurve eine ausgezeichnete Stellung einnimmt, welche sich insbesondere auch darin verräth, dass in dem Grün die Unterschiedsempfindlichkeit für den Farbenton ein relatives Minimum erreicht. In der That führt die in Fig. 113 (S. 415) dargestellte Curve unmittelbar zu den drei Hauptfällen der Farbenblindheit, wenn man sich denkt, dass sie bald an ihrem Anfang bald an ihrem Ende verkürzt sein, bald in ihrer Mitte völlig die Abscissenlinie erreichen kann.

Indem Hering dem Hauptmangel der Young-Helmholtz'schen Hypothese, dass dieselbe das Zustandekommen der meisten von den Grundfarben verschiedenen Empfindungen überhaupt nicht erklärt, abzuhelfen suchte[1], stellte er eine neue Hypothese auf, welche gleichzeitig den subjectiven Bedingungen der Empfindung und den Forderungen des Mischungsgesetzes gerecht werden sollte. Diese Hypothese bringt zunächst die vier früher bezeichneten Hauptfarben, Roth, Gelb, Grün und Blau, zur Geltung, indem sie annimmt, je zwei am Farbenkreis einander gegenüberliegenden dieser Farben, also einerseits dem Roth und Grün, anderseits dem Gelb und Blau, und ausserdem dem Schwarz und Weiss, welche ähnliche qualitative Gegensätze sein sollen, entspreche ein specifischer Sehstoff. In jedem dieser Sehstoffe sollen dann wieder zwei entgegengesetzte Processe vorkommen,

---

1) Ich darf wohl bemerken, dass dieser Mangel schon vor dem Erscheinen der Hering'schen Arbeiten in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 388 f.) hervorgehoben wurde. Uebrigens glaubte ich nach den damals vorliegenden wenigen und unzulänglichen Berichten über Grünblindheit die Existenz letzterer Abnormität überhaupt bezweifeln zu müssen (S. 404); dieser Zweifel kann nach den neueren umfassenden Feststellungen nicht mehr bestehen.

den Gegensätzen von Weiss und Schwarz, Gelb und Blau, Roth und Grün entsprechend. Entgegengesetzte farbige Erregungen sollen ferner sich aufheben, so dass allein eine farblose Erregung, welche alle andern Processe begleitet, bestehen bleibt; nur Weiss und Schwarz sollen statt dessen eine mittlere Empfindung, das Grau, hervorbringen[1]). Indem in dieser Weise die Hypothese Hering's, deren Anwendung auf die Nachbilder und Contrasterscheinungen sich leicht übersehen lässt, die aus ganz verschiedenen Bedürfnissen hervorgegangenen Begriffe der Hauptfarben und der Grundfarben mit einander vermengt, geräth sie zunächst in Conflict mit den Thatsachen des Mischungsgesetzes. Nicht Roth und Grün, sondern Purpur und Grün sind einander complementär; niemals lassen sich aus den vier Hauptfarben alle Farbenempfindungen herstellen, sondern das spektrale Violett ist auf diesem Wege nicht hervorzubringen; anderseits lässt sich das spektrale Gelb vollständig aus Roth und Grün erzeugen. Jede Rothblindheit müsste ferner zugleich Grünblindheit sein, während doch in Wirklichkeit diese beiden Fälle in ganz bestimmter Weise sich unterscheiden. Da endlich die schwarz-weissen Empfindungen eine qualitative Reihe bilden sollen, so würde man zu der merkwürdigen Folgerung genöthigt, dass das farblose Licht überhaupt der Intensitätsabstufungen entbehre. Nur in der einen Beziehung wird man dieser Hypothese Recht geben müssen, dass aus der Mischung irgend welcher Farbenempfindungen niemals die Empfindung des Farblosen abgeleitet werden kann, dass also die letztere Empfindung von einem physiologischen Processe eigenthümlicher Art begleitet sein muss.

In der That findet nun diese Forderung abgesehen von dem allgemeinen Princip, welches für jeden specifisch verschiedenen Empfindungsvorgang eine entsprechende physische Unterlage verlangt, vor allem in zwei Thatsachen ihre Stütze: erstens in der schon hervorgehobenen totalen Farbenblindheit der seitlichsten Theile der Netzhaut, und zweitens in der Eigenschaft jeder Farbenempfindung bei hinreichender Ab- oder Zunahme der Reizstärke in eine farblose Empfindung überzugehen. Insbesondere diese letztere Erscheinung nöthigt uns vorauszusetzen, dass der physiologische Vorgang der farblosen Lichterregung überhaupt bei jeder Lichtreizung vorhanden sei, und dass derselbe nur unter besonderen Bedingungen, bei Beschränkung des Reizes auf bestimmte Wellenlängen und auf gewisse mittlere Intensitäten, sich zugleich mit der farbigen Lichtreizung verbinde. Die farblose Lichtempfindung gleicht in dieser Beziehung der Geräuschempfindung; nur ist die letztere wegen der analysirenden Fähigkeit des Ohres viel inniger und häufiger mit der Klangempfindung verknüpft. Doch

1) Hering, Zur Lehre vom Lichtsinn, 4. und 5. Mittheilung.

besteht eine weitere Analogie beider darin, dass auch die Farbenempfindung höchst wahrscheinlich Product einer Entwicklung ist, indem die unvollkommeneren Sehorgane wohl nur zur Unterscheidung von Helligkeitsgraden geeignet sind.

Für die Theorie der farbigen Lichterregung kommt nun, bei unserer geringen directen Kenntniss der Netzhautvorgänge, hauptsächlich 1) die Verwandtschaft der Anfangs- und Endfarbe des Spektrums und 2) die ebenfalls nur aus der Empfindung bekannte Thatsache in Betracht, dass je zwei Wellenlängen von hinreichender Verschiedenheit sich in Bezug auf die farbige Erregung compensiren, so dass nur die alle Lichtreizungen begleitende farblose Erregung zurückbleibt. Beide Thatsachen lassen sich insofern in einen gewissen Zusammenhang bringen, als aus der subjectiven Verwandtschaft von Roth und Violett auf die Aehnlichkeit der entsprechenden Erregungsvorgänge zu schliessen ist, und als daher von vornherein erwartet werden muss, dass diejenigen Wellenlängen, die sich in Bezug auf farbige Erregung compensiren, in der nach der subjectiven Verwandtschaft der Farben entworfenen geschlossenen Farbenlinie möglichst weit von einander entfernt sein werden. Nimmt man hierzu die weitere Thatsache, dass verschiedene Wellenlängen von geringerer Schwingungsdifferenz zusammen eine Lichterregung von gleicher Beschaffenheit wie die zwischen ihnen liegende einfache Wellenlänge hervorbringen, so folgt daraus das Mischungsgesetz mit Einschluss der drei Grundfarben von selbst.

Frägt man nun aber ferner, ob diese Data dazu nöthigen, in ähnlichem Sinne eine Mehrheit specifisch verschiedener Erregungsprocesse vorauszusetzen, wie die farblose Lichterregung als eine von der chromatischen verschiedene, wenn auch im allgemeinen mit ihr verbundene anzuerkennen ist, so muss diese Frage, wie ich glaube, mit nein beantwortet werden. Das Mischungsgesetz ist, wie schon angedeutet wurde, vollständig mit der jedenfalls nächst liegenden Annahme vereinbar, dass die chromatische Reizung eine stetig veränderliche Function der Wellenlänge des objectiven Lichtes, und dass mit jeder chromatischen zugleich eine achromatische Reizung verbunden sei. Auch die Erscheinungen der Farbenblindheit enthalten dagegen keinen Widerspruch, da dieselben nur die ausgezeichnete Stellung bestätigen, welche die drei Grundfarben schon nach dem Mischungsgesetz einnehmen. Noch weniger lässt sich aus der Unterscheidung der vier Hauptfarben ein Argument für die Existenz specifisch verschiedener Sehstoffe oder Erregungsprocesse entnehmen. Geben wir davon aus, dass die Hauptfarben diejenigen Farbenpaare sind, deren subjective Verschiedenheit ein Maximum ist, so wird die relative Lage derselben abermals durch die Verwandtschaft der beiden Endfarben des Spektrums bestimmt, ihre

absolute Lage aber ist offenbar im wesentlichen eine Sache willkürlicher Uebereinkunft, wobei auf die letztere die Bezeichnungen der Sprache einen wesentlichen Einfluss ausgeübt haben. Hätten wir uns daran gewöhnt Purpur und Orange als Hauptfarben anzusehen, so würde Niemand sich bedenken dem Roth die Rolle einer Zwischenfarbe zwischen beiden zuzuschreiben. Die Maler, welche aus blauen und gelben Pigmenten das Grün mischen, sind geneigt letzteres als eine Zwischenfarbe anzusehen, während die Physiologen in derselben eine Hauptfarbe erkennen. Der Begriff der Hauptfarbe hat also nur insofern eine Bedeutung, als er gewisse relative Unterschiedsmaxima innerhalb der in sich geschlossenen Farbencurve andeutet. Ein gewisses Interesse knüpft sich ausserdem an diese subjectiven Maximalunterschiede insofern, als dieselben mit den complementären Farben zwar nahezu, aber nicht vollständig zusammenfallen, und zwar findet die Abweichung stets in dem Sinne statt, dass die Complementärfarben etwas weiter als die einander entgegengesetzten Hauptfarben von einander entfernt sind. Es ist übrigens sehr wohl denkbar, dass diese Abweichung ebenfalls durch jenen Einfluss bestimmter Naturobjecte veranlasst ist, welcher die Wahl der vier Hauptfarben bestimmt hat. Denn es ist doch nicht zu übersehen, dass das subjective Mass der Unterschiede unserer Lichtempfindung ein sehr unsicheres ist. Schwerlich möchte in der That Jemand im Stande sein zu entscheiden, ob Purpur und Grün nicht subjectiv verschiedener seien als Roth und Grün. Um so weniger sind wir berechtigt die bei der Farbenmischung in Bezug auf die compensirende Wirkung der Farben erhaltenen Resultate durch die conventionellen vier Hauptfarben zu berichtigen.

Die Grundzüge der hier entwickelten Theorie lassen sich hiernach in folgenden Sätzen festhalten: 1) Durch jede Netzhauterregung werden zwei verschiedene Reizungsvorgänge ausgelöst, eine chromatische und eine achromatische Erregung. Die chromatische Reizung ist eine Function der Wellenlänge des Lichtes; die achromatische ist in Bezug auf ihre relative Stärke ebenfalls von der Wellenlänge abhängig, und zwar erreicht ihre Intensität im Gelb ein Maximum. Beide Erregungen folgen bei wachsender Reizstärke verschiedenen Gesetzen, indem die achromatische Erregung schon bei schwächeren Reizen beginnt und zunächst die chromatische Reizung an Intensität übertrifft. Bei mittleren Lichtreizen nimmt sodann die relative Stärke der chromatischen Erregung zu, um bei den intensivsten Reizen abermals der achromatischen das Uebergewicht zu lassen. 2) Die achromatische Erregung besteht in einem gleichförmigen photochemischen Vorgang, dessen Intensität theils in der soeben angegebenen Weise von der objectiven Lichtstärke theils von der Wellenlänge abhängig ist, indem er im Gelb ein Maximum erreicht und von da an gegen beide Enden des

Spektrums sinkt. 3) Die chromatische Erregung besteht in einem polyformen photochemischen Vorgang, der sich mit der Wellenlänge stetig verändert und dabei zugleich eine annähernd periodische Function der Wellenlänge darstellt, indem die äussersten Unterschiede der letzteren annähernd gleichartige Wirkungen hervorbringen, während die Wirkungen gewisser zwischenliegender Unterschiede in der Weise entgegengesetzt sind, dass sie sich wie entgegengesetzte Phasen eines und desselben Bewegungsvorganges vollständig compensiren. 4) Jeder photochemische Erregungsvorgang überdauert eine gewisse Zeit die Reizung und erschöpft die Erregbarkeit der Sinnessubstanz für den stattgefundenen Reiz. Aus der unmittelbaren Nachwirkung der Reizung erklärt sich das positive und gleichfarbige, aus der Erschöpfung das negative und complementäre Nachbild.

Nur ein Gebiet von Erscheinungen bedarf ausser diesen Annahmen noch weiterer Voraussetzungen: die Contrasterscheinungen. Bei ihnen weisen allzu viele Thatsachen darauf hin, dass sie überhaupt aus den Erregungsvorgängen in den peripherischen Sinnesapparaten nicht vollständig erklärt werden können. Zwar hat es auch hier an solchen Versuchen nicht gefehlt, ja sie erscheinen als der naheliegendste Ausweg auch den Contrast in den Rahmen der sonstigen Gesetze der Lichtempfindungen einzufügen. Man nahm daher an, jede Reizung einer Netzhautstelle setze in den benachbarten Netzhautstellen die Erregbarkeit für den gleichen Reiz herab und veranlasse darum hier eine contrastirende Empfindung. Man betrachtete also den Contrast im allgemeinen als eine Irradiationserscheinung. Diese Auffassung lässt aber eine Menge eigenthümlicher Veränderungen der Contrastphänomene, welche wir oben kennen lernten, völlig unerklärt, und ausserdem steht sie mit den Thatsachen im Widerspruch. Wenn eine derartige antagonistische Irradiation der Reizung stattfände, so müsste man erwarten, dass mit der Intensität des inducirenden Reizes auch die Stärke der Contrastwirkung zunehme. Dies ist aber, wie wir erfahren haben, durchaus nicht der Fall, sondern es ist im Gegentheil ein Verhältniss der Reizstärken für den Contrast am günstigsten, bei welchem auch der inducirende Reiz eine mässige Intensität besitzt. Wäre ferner die Irradiationserklärung richtig, so müsste, wenn man an der rotirenden Scheibe (Fig. 148) die äussern und innern Sectoren von complementärem Farbenton, also z. B. die einen purpur, die andern grün, wählt, der mittlere Ring ebenso grau erscheinen wie beim Hinwegfallen der inducirenden Farben. Letzteres ist aber nicht der Fall, sondern entweder bleiben die Contrastfarben als getrennte farbige Ringe sichtbar, die unmittelbar an einander stossen oder, wenn man den grauen Ring sehr schmal nimmt, so greifen die Contrastfarben über einander, während der Ring selbst bald farblos bald schwach gefärbt, immer aber zugleich durch-

sichtig erscheint, so als wenn die eine Farbe in der andern gespiegelt würde[1]).

Da sonach eine physiologische Erklärung aus den Verhältnissen der Netzhauterregung sich bei einer unbefangenen Prüfung der Contrasterscheinungen unzulässig erweist, so hat man zu einer einseitig psychologischen Erklärung seine Zuflucht genommen und sie als Urtheilstäuschungen der Empfindung aufgefasst. Die nach Analogie vorausgegangener Eindrücke festgestellte Empfindung soll nach dieser Ansicht im Grunde die richtige Empfindung sein, welche aber durch die Einflüsse des Contrastes zuweilen gefälscht werden könne. Nun lehren aber gerade die Contrasterscheinungen, dass wir ein absolutes Mass bei unserer Empfindung der Lichtqualitäten gar nicht besitzen, und der Umstand, dass die Reproduction früher stattgehabter Eindrücke einen gewissen modificirenden Einfluss ausübt, kann diesen Satz nicht erschüttern. Wir sind auch im Stande, die absolute Grösse eines Gewichtes in unserer Empfindung zu schätzen, indem wir den gegenwärtigen Eindruck mit frühern vergleichen, aber desshalb gibt doch unsere Empfindung in keiner Weise ein absolutes, sondern nur ein relatives Mass, d. h. wir sind jeweils nur im Stande Druckgrössen im Vergleich zu einander festzustellen. Aehnlich verhält es sich offenbar mit unsern Lichtempfindungen. Farben und Helligkeiten bestimmen wir zunächst nur in Relation zu einander. Ein Farbenton erscheint um so gesättigter, in je grösserem Gegensatz er sich zu andern Farbeneindrücken befindet. Die relativ grösste Sättigung hat er daher dann, wenn er im Verhältniss zu seiner Contrastfarbe bestimmt wird. Der geringste Sättigungsgrad, d. h. das weisse Licht, erscheint, falls gleichzeitig andere Farbeneindrücke stattfinden, immer noch in einem gewissen Grade der Sättigung, also in der Contrastfarbe zu jenen gleichzeitigen Eindrücken. Ebenso erscheint die Helligkeit eines Eindrucks um so grösser, in je grösserem Gegensatze sie zur Helligkeit anderer Eindrücke steht; die relativ grösste Helligkeit erreicht darum die Empfindung dann, wenn sie im Ver-

1) Damit man bei der Trennung der inducirenden Farben durch einen schmalen Ring von 1—3 mm Breite diese Erscheinungen deutlich erhalte, wählt man am besten die relativen Helligkeiten so, dass möglichst wenig Helligkeitscontrast entsteht. Nimmt man dann z. B. aussen Purpur, innen Grün, so erscheint durch das Uebergreifen der Contrastwirkungen der graue Ring aussen von einem tief purpurrothen, innen von einem tief grünen Ring begrenzt. Zwischen diesen beiden Stellen, wo die Contrastwirkungen durch die primären Farben verstärkt werden, also an der Stelle des schmalen grauen Ringes selber, sieht man bald Weiss bald blasses Lila oder Grün oder auch beide an einander stossend, unter allen Umständen aber erscheint dieser mittlere Ring spiegelnd, so als wenn ein blasses Band hinter einer Oberfläche von hellem Purpur gesehen würde. Es wird später (in Cap. XIII) gezeigt werden, dass es sich überall, wo die Erscheinungen der Spiegelung auftreten, nicht mehr um einfache Mischung von Erregungen handelt, sondern dass in solchen Fällen stets centralere Vorgänge in Frage kommen.

hältniss zum absoluten Dunkel bestimmt wird. Da nun die Sättigung einer Farbe zugleich Function der Helligkeit ist, indem sie sich von einem Maximalwerth der Sättigung an sowohl mit zunehmender wie mit abnehmender Helligkeit vermindert, so ist es klar, dass auch die Wechselbeziehung der Farbeneindrücke von ihrer Helligkeit oder ihrem Sättigungsgrad abhängig sein muss, wie dies uns in der That die Erfahrung bestätigt hat. Neben dieser Wechselbeziehung der gleichzeitig gegebenen Eindrücke übt aber allerdings auch die Erinnerung ihren Einfluss auf die Empfindung aus. Wo das erste Moment ganz fehlt, da wird dann bloss nach dem letzteren, mittelst der Reproduction früherer Eindrücke, die Empfindung festgestellt; und sie kann einen mitbestimmenden Einfluss selbst da noch äussern, wo mehrere Eindrücke in gleichzeitiger Gegenwirkung gegeben sind. Aber der Natur der Sache nach ist die Feststellung der Empfindung nach der wechselseitigen Beziehung gleichzeitiger Reize beim Gesichtssinn das Primäre, die Beziehung auf früher stattgehabte Empfindungen ein Secundäres, weil hier die Wechselwirkung gleichzeitiger Eindrücke ihrer Succession vorangeht. Jene Theorie der Contrasterscheinungen, welche dieselben auf eine Urtheilstäuschung zurückführt, begeht also den Fehler, dass sie den wahren Zusammenhang der Dinge umkehrt, indem sie das Spätere, die immer unvollkommen bleibende absolute Bestimmung der Empfindungen mittelst der Reproductionsgesetze, zum Ursprünglichen macht. Dass im Gegentheil die Wechselbeziehung der Eindrücke, wie sie in den Contrasterscheinungen zu Tage tritt, das Ursprüngliche ist, geht auch klar genug aus der näheren Betrachtung jener Fälle hervor, in denen der Contrast mit Hülfe der hinzutretenden Reproduction beseitigt wird. Der Contrast erscheint überall da, wo die Empfindungen möglichst losgelöst von ihrer Beziehung auf gesonderte Gegenstände in Frage kommen, wogegen der Contrast unterdrückt wird, sobald man entweder genöthigt ist, jeden Eindruck auf ein für sich bestehendes Object zu beziehen, das dann die Reproduction früher gesehener ähnlicher Objecte wachruft, oder sobald man unmittelbar die Vergleichung mit selbständig gegebenen Eindrücken herausfordert.

Jede Empfindung ist nach Intensität und Qualität veränderlich. Die Contrasterscheinungen bezeugen nun nichts anderes als die Thatsache, dass die Intensität und die Qualität der Lichtempfindung stets im Verhältniss zu denjenigen Eindrücken festgestellt werden, welche gleichzeitig auf andere Stellen derselben Netzhaut einwirken. Sie lehren, dass alle Lichteindrücke in Beziehung zu einander empfunden werden. Wir empfinden einen Reiz zunächst nach seinem Verhältniss zu andern Reizen, die gleichzeitig einwirken, dann aber auch nach seinem Verhältniss zu andern Reizen, die früher eingewirkt haben. In welcher Weise

aber im ersteren Fall die simultanen Eindrücke sich quantitativ wechselseitig bestimmen, dies lässt sich unschwer durch die Untersuchung der Helligkeitscontraste ermitteln. An einer Scheibe wie der in Fig. 119 S. 447 abgebildeten kann man in doppelter Weise die Helligkeit der einzelnen bei der Rotation gesehenen grauen Ringe variiren: man kann nämlich entweder das Verhältniss der Helligkeiten der verschiedenen Ringe zu einander verändern, oder man kann dieses Verhältniss constant erhalten, aber die absolute Helligkeit abstufen. Ersteres geschieht dadurch, dass man den verschiedenen Sectorenabschnitten in verschiedenen Versuchen ein wechselndes Verhältniss der Breite gibt. Man findet, dass damit auch die Stärke des Contrastes bedeutend wechselt. Das zweite, die Variation der absoluten Helligkeit bei constant erhaltenem Helligkeitsverhältniss, lässt sich dadurch erzielen, dass man immer dieselbe Scheibe mit den nämlichen Sectoren wählt, sie aber während der Rotation mit mehr oder weniger intensivem Lichte beleuchtet, oder aber sie durch graue Gläser betrachtet und so die absolute Helligkeit aller grauen Ringe gleichmässig vermindert. Auf diese Weise findet man, dass die absolute Helligkeit innerhalb ziemlich weiter Grenzen variirt werden kann, ohne dass sich die Stärke des Contrastes verändert. Erst bei starker Verdunkelung der Scheibe oder bei starker Beleuchtung schwindet der Contrast allmälig. Man erkennt hieraus, dass der Helligkeitscontrast nur einen Specialfall des Weber'schen Gesetzes darstellt. In der That haben wir schon bei der Betrachtung der Intensität der Lichtempfindungen gesehen, dass sich das genannte Gesetz in diesem Gebiet für minimale sowohl wie für endliche Abstufungen der Empfindung bestätigt. Bei den Versuchen, welche hierbei zur Nachweisung des Gesetzes dienten, kamen aber bereits die Contrasterscheinungen zur Wirkung [1]). Nach der vollständigen Analogie aller Erscheinungen des Farben- mit denen des Helligkeitscontrastes wird man vermuthen dürfen, dass für jenen das nämliche Gesetz gültig sei [2]). In der That lehren ja die Contrasterscheinungen, dass

---

1) Vgl. Cap. VIII, S. 339.

2) Versuche zur quantitativen Bestimmung des Farbencontrastes, mittelst deren sich das Weber'sche Gesetz direct prüfen liesse, sind noch nicht ausgeführt. Den grossen Einfluss des Farbencontrastes auf die Unterscheidung von Helligkeiten zeigen aber Versuche, welche von Zahn mittheilte, und in denen er diejenige Helligkeit bestimmte, bei der ein farbiges Scheibchen auf einem andersfarbigen Grunde eben sichtbar wurde oder verschwand. (Sitzungsber. der Leipziger naturf. Ges. 1874, Nr. 3, S. 25. Vgl. auch Fechner, In Sachen der Psychophysik, S. 200.) Es zeigte sich, dass hier die Unterschiedsempfindlichkeit in hohem Grade von dem Contrast der beiden Farben abhängig war. Ausserdem fand sie sich aber bei den nämlichen Farben verschieden, je nachdem die eine oder andere den Hintergrund bildete. So war z. B. Gelb auf blauem und Grün auf rothem Grunde viel leichter erkennbar als Blau auf gelbem und Roth auf grünem Grunde. Im allgemeinen ist also, wie es scheint, die Contrastcombination dann am günstigsten, wenn der dunklere Farbenton, dem am wenigsten farblose Er-

wir die Farbeneindrücke in der Empfindung nach ihrem wechselseitigen Verhältnisse bestimmen, ähnlich wie dies mit den Intensitäten aller Empfindungen und mit den Qualitäten der Tonempfindung, den Tonhöhen, der Fall ist. Im Gebiete des Lichtsinnes werden die Erscheinungen nur durch das gegenseitige Verhältniss von Lichtstärke und Farbensättigung verwickelter. Ausserdem scheinen sich hier, was mit der Eigenschaft des Auges räumliche Vorstellungen der Objecte zu erzeugen in Verbindung stehen dürfte, aus den Residuen früherer Eindrücke festere Beziehungspunkte für die Auffassung der neu einwirkenden Reize zu bilden, wodurch die einfache Wechselbeziehung der letzteren gestört werden kann. In dieser in den Contrasterscheinungen ihren Ausdruck findenden directen Wechselbeziehung selbst begegnet uns aber eine letzte Anwendung jenes allgemeinen Gesetzes der Beziehung, welches alle unsere Empfindungen beherrscht. Auch im Gebiete des Lichtsinns werden wir voraussetzen müssen, dass dieses Gesetz eine psychologische und eine physiologische Seite hat. Daraus jedoch, dass die Contrasterscheinungen einen psychologischen Ausdruck zulassen, werden wir zugleich schliessen dürfen, dass die physiologischen Grundlagen derselben centraler Natur sind, indem sie aus jener Wechselwirkung des Organs der Apperception mit dem Sinnescentrum hervorgehen, auf welche überhaupt das Gesetz der Beziehung vermöge seiner psychologischen Bedeutung hinweist[1]).

Die Young-Helmholtz'sche Hypothese der Lichtempfindungen ist ohne Zweifel als eine der consequentesten Anwendungen der Lehre von den specifischen Energieen anzuerkennen, welche die Sinneslehre aufzuweisen hat. Die Unzulänglichkeit dieser Lehre tritt darum gerade bei ihr in besonders augenfälliger Weise zu Tage. Genauer betrachtet sagt jene Hypothese gar nichts anderes als was schon im Mischungsgesetze enthalten ist, aber eine Erklärung des letzteren enthält sie nicht; denn warum aus den drei Grundfarben alle Lichtempfindungen zusammengesetzt werden können, dies wird durch die drei Fasergattungen ebenso wenig begreiflich gemacht wie durch das Newton'sche Dreieck. Die Hypothese Hering's hofft nun diesem Uebelstande durch eine Vermehrung der specifischen Energieen zu begegnen. Anscheinend führt zwar auch sie nur drei specifisch verschiedene Sehstoffe ein, die roth-grüne, gelb-blaue und schwarz-weisse Substanz, da aber jeder dieser Substanzen zwei völlig verschiedene Energieen zugeschrieben werden, so ist in Wahrheit die Anzahl der letzteren auf sechs vermehrt. Da nun alle Farben- und Lichtempfindungen stetig in einander übergehen, so ist es selbstverständlich, dass, wenn man nur eine genügend grosse Zahl derselben herausgreift, die übrigen als Mischungen der gewählten angesehen werden können. Durch die Beschränkung der farbigen Sehsubstanzen auf zwei wird aber Hering weiterhin zu einer völlig un-

---

regung beigemischt ist, den Hintergrund bildet. Doch bedarf dieser Gegenstand noch der näheren Untersuchung.

1) Vgl. hierzu Cap. VIII, S. 351 f.

zulässigen Analogie zwischen den Farbenempfindungen und der farblosen Empfindung verführt. Weiss entspricht nach ihm der Dissimilation oder Zersetzung der schwarz-weissen Substanz, Schwarz der Assimilation, d. h. der Wiederherstellung ihrer ursprünglichen Constitution. Aehnlich sollen sich nun Roth und Grün, Gelb und Blau zu einander verhalten, wobei nur unbestimmt bleibt, welche von ihnen Dissimilations- und welche Assimilationsfarben sind. Diese Analogie ist undurchführbar. Jede Farbenempfindung kann an Intensität vermehrt oder vermindert werden, ohne dass dabei der Farbenton eine Veränderung erleidet. Die Intensitätsänderung der Empfindung Grau besteht aber regelmässig darin, dass sie entweder in Weiss oder in Schwarz übergeht. Ferner soll, wenn Assimilation und Dissimilation der farblosen Substanz im Gleichgewicht sind, eine zwischen Schwarz und Weiss in der Mitte liegende Empfindung, nämlich Grau, entstehen; bei den farbigen Substanzen soll aber unter der gleichen Bedingung nicht eine gemischte sondern gar keine Empfindung zu Stande kommen. Dass überdies die HERING'sche Hypothese das Mischungsgesetz der Farben ebenso wenig wie die Unterschiede der partiellen Farbenblindheit zu erklären vermag, wurde schon erörtert.

Was nun die oben auseinandergesetzte Hypothese betrifft, so bemüht sich dieselbe einerseits die Voraussetzungen auf das Nothwendige einzuschränken und anderseits zugleich über die Entwicklung der Lichtempfindungen Rechenschaft zu geben. Die letztere, nach welcher die Empfindung von Hell und Dunkel den Farbenempfindungen vorangeht, verlangt die Unterscheidung des Processes der farblosen Empfindung als eines solchen, der unabhängig von der Farbenempfindung existiren kann, nicht erst, wie die YOUNG'sche Hypothese annimmt, aus einer Vermischung von Farbenempfindungen entspringt. Dagegen wird man nicht umgekehrt sagen dürfen, dass auch die Farbenempfindung einen Process verlange, welcher unabhängig von der farblosen Empfindung stattfinden könne. Denn es ist höchst unwahrscheinlich, dass die Farbenempfindung jemals für sich allein vorkommt; jedenfalls ist diese bei unserm eigenen Sehen stets von der farblosen Empfindung begleitet. Wir haben darum auch kein Recht, etwa für die farbige und für die farblose Empfindung von Anfang an verschiedene Sehsubstanzen vorauszusetzen, sondern genetisch weit verständlicher ist die Annahme, dass in gewissen morphologischen Elementen die bisher nur zur farblosen Erregung geeigneten photochemischen Stoffe eine Beschaffenheit annehmen, wodurch sie gleichzeitig zur farbigen Erregung geeignet werden. Beide Erregungsvorgänge sind dann aber als einander begleitende verschiedenartige Processe anzusehen, von denen der erste gleichförmig ist, bloss Intensitätsunterschiede darbietet, der zweite dagegen in der theils durch die subjective Verwandtschaft der Farben theils durch das Mischungsgesetz angezeigten Weise von der Wellenlänge abhängt. Bei der verwickelten chemischen Beschaffenheit der hier in Betracht kommenden Stoffe hat das Auftreten einer Substanz, deren photochemische Zersetzungsweise sich langsam mit der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes verändert, nichts befremdendes, wenn wir auch über die nähere Art dieser Zersetzung nichts wissen und uns daher, abgesehen von den Annahmen, welche der Gang der Empfindung und das Mischungsgesetz nahe legen, uns besser jeder Hypothese enthalten.

Auch rücksichtlich der Bedingungen, welche die Entwicklung des Farbensinns bestimmten, sind wir selbstverständlich auf Vermuthungen beschränkt. GRANT ALLEN hat erörtert, dass bei den Insekten die Aufsuchung der in Blüthen enthaltenen

Nahrung, wie sie auf der einen Seite die Farbenmannigfaltigkeit der Blumen verstärkt habe, so auf der andern Seite durch den Kampf ums Dasein die Entwicklung des Farbensinns befördert haben werde [1]. Aehnlich kann man überhaupt vermuthen, dass die Unterscheidung verschieden gefärbter Objecte bei den lebenden Wesen feiner geworden ist, weil sie ihnen nützlich war. Den letzten Grund des Vorgangs wird man aber in dem Kampf ums Dasein schwerlich sehen können, da eine Farbenunterscheidung schon existiren musste, ehe sie nützlich werden konnte. An der Hand der Sprachvergleichung hat Lazarus Geiger die Annahme aufgestellt, dass die feinere Entwicklung des Farbensinns ein verhältnissmässig spätes Product menschlicher Entwicklung sei, da den älteren Sprachformen die Bezeichnungen für gewisse Farben fehlen [2]. Die Hellenen zur Zeit des Homer würden hiernach z. B. zwar Roth und Grün, aber noch nicht Blau empfunden haben, und die Entwicklung der Empfindungen Orange, Indigblau, Violett würde sogar erst den allerletzten Jahrhunderten angehören. Diese Hypothese übersieht, dass die Wahl sprachlicher Bezeichnungen von praktischen Bedürfnissen bestimmt gewesen ist, welche über die Existenz der Empfindungen nichts entscheiden. Noch heute findet sich bei Naturvölkern eine verhältnissmässige Armuth in der sprachlichen Unterscheidung der Farben, ohne dass sich bei genauerer Prüfung eine generelle Verbreitung partieller Farbenblindheit herausstellt [3]. So wahrscheinlich es ist, dass sich die Farbenempfindungen entwickelt haben, so unwahrscheinlich ist es, dass diese Entwicklung seit der Zeit der Existenz des Menschen bei diesem in irgend nennenswerther Weise sich vervollständigt hat.

Im Unterschiede von den bisher betrachteten qualitativen Eigenschaften der Lichtempfindung, für welche die wesentlichen physiologischen Grundlagen in dem peripherischen Sinnesorgane vorauszusetzen sind, glaubten wir die Contrasterscheinungen auf centrale Bedingungen zurückführen zu müssen. Hauptsächlich wegen ihrer Beziehung zu den Nachbildern ist man meistens geneigt gewesen, sie ebenfalls aus den physiologischen Wirkungen der Netzhauterregung abzuleiten. Wie bei den Nachbildern die Netzhaut successiv für entgegengesetzte Erregungszustände disponirt werde, so sollte dies beim Contrast simultan geschehen [4], daher auch beide von Chevreul als successiver und simultaner Contrast unterschieden wurden [5]. Fechner zeigte, dass manche Erscheinungen, die man dem simultanen Contrast zugerechnet hatte, auf einen successiven, auf eine Veränderung der Lichtempfindung durch Nachbilder zu beziehen seien, bewies aber anderseits auch die Unabhängigkeit anderer Contrasterscheinungen von den Nachbildern und stellte in Bezug auf eines der auffallendsten Contrastphänomene, die farbigen Schatten, bereits die Mitwirkung eines psychologischen

1) Grant Allen, The colour-sense, its origin and development. London 1879.

2) L. Geiger, Zur Entwicklungsgeschichte der Menschheit. Stuttgart 1871, S. 56 f. Vgl. ausserdem Hugo Magnus, Die geschichtliche Entwicklung des Farbensinns. Leipzig 1877. Eine kritische Uebersicht der hierüber entstandenen Polemik geben A. Marty, Die Frage nach der geschichtlichen Entwicklung des Farbensinns. Wien 1879, und E. Krause, Kosmos, I, S. 275, III, S. 256.

3) Grant Allen a. a. O. H. Magnus, Untersuchungen über den Farbensinn der Naturvölker. Jena 1880. R. Andree, Zeitschr. f. Ethnologie, X, S. 323. A. S. Gatchet, Americ. Naturalist, XIII, p. 475.

4) Plateau, Ann. de chimie et de phys. t. 58, p. 339.

5) Chevreul, Mém. de l'acad. de sciences, XI, p. 447.

Factors fest [1]. Nähere Nachweise über die Bedingungen des Contrastes wurden von Brücke [2] und H. Meyer [3] gegeben, wobei namentlich letzterer schon auf die Abhängigkeit vom Sättigungsgrad der Farben aufmerksam machte. Der bisher geltenden physiologischen Theorie setzte endlich Helmholtz eine psychologische entgegen [4], die zunächst die empiristische Form annahm und sich namentlich auf die Meyer'schen Versuche stützte. Er wies darauf hin, dass der Contrast bedeutend vermindert wird, sobald wir den inducirten Eindruck auf ein gesondertes Object beziehen, verkannte aber, wie ich glaube, die wahre Bedeutung der Sättigungsverhältnisse der contrastirenden Farben, weil er zu sehr an die speciellen Bedingungen des Meyer'schen Versuchs sich hielt. Die contrasterhöhende Wirkung des bedeckenden Briefpapiers bezieht nämlich Helmholtz darauf, dass wir den grauen Fleck scheinbar durch eine farbige Bedeckung sehen sollen. Befindet sich z. B. ein graues Papierstückchen auf rothem Grunde, und decken wir nun ein durchscheinendes Papier darüber, so sollen wir Alles durch ein gleichförmig gefärbtes rosarothes Papier zu sehen glauben: ein Object, welches durch ein rosarothes Medium gesehen grau empfunden wird, müsse aber grünlich blau sein, und daher erscheine der graue Fleck in dieser Farbe. Aehnlich ist seine Erklärung des Versuchs von Ragoni Scina mit der spiegelnden Glasplatte. Demzufolge sieht Helmholtz die Contrasterscheinungen im wesentlichen als Urtheilstäuschungen an. Bei den farbigen Schatten vollzieht sich nach ihm diese Täuschung in folgender Weise: Wir sind gewohnt das verbreitete Tageslicht weiss zu sehen; ist nun ausnahmsweise dasselbe nicht weiss, sondern röthlich, so ignoriren wir diese Abweichung ganz oder theilweise; wenn wir aber eine röthliche Beleuchtung weiss sehen, so muss uns ein in Wirklichkeit grauer Schatten so erscheinen, als wenn ihm zu Weiss etwas rothes Licht fehlte, also grünblau. Gegen diese Theorie erheben sich jedoch schon mit Rücksicht auf die Ausführung der Versuche erhebliche Bedenken. Wenn beim Meyer'schen Versuch wirklich die Täuschung obwaltete, dass wir durch ein gefärbtes Papier zu sehen glaubten, so müsste der Contrast um so intensiver sein, je mehr das Papier gefärbt ist, je durchscheinender man also die Bedeckung nimmt: dies ist aber nicht der Fall, sondern man findet, dass eine sehr dünne Bedeckung auf gesättigtem Grunde fast gar keinen Contrast gibt, dass das bedeckende Papier also offenbar durch die Abnahme der Sättigung wirkt. Aehnlich ist beim Versuch von Ragoni Scina diejenige Stellung der Glasplatte die günstigste, bei welcher sich hinreichend viel weisses Licht beigemischt hat. Was ferner die farbigen Schatten betrifft, so sind dieselben dann ganz besonders deutlich, wenn man die gefärbte Beschaffenheit der Beleuchtung gut erkennt, wenn man also z. B. nur ein beschränktes Feld farbig beleuchtet: der graue Schatten innerhalb dieses Feldes erscheint dann ausserordentlich deutlich in der Complementärfarbe, obgleich man nicht den geringsten Grund hat die Farbe des Feldes mit der des Tageslichtes, gegen welche sie sich deutlich abhebt, zu verwechseln. Auf die Farben- und Helligkeits-

---

1) Fechner, Poggendorff's Ann. Bd. 44, S. 221, 513, und Bd. 50, S. 193, 427. Ergänzungen dazu in den Berichten der sächs. Ges. d. Wiss. 1860, S. 71.

2) Poggendorff's Ann. Bd. 84 S. 424. Denkschriften der Wiener Akademie, III S. 95. Sitzungsber. derselben, Bd. 49, S. 1.

3) Poggendorff's Annalen, Bd. 93, S. 170.

4) Physiologische Optik, S. 388 f.

contraste an der rotirenden Scheibe des Farbenkreisels sind endlich alle diese Erklärungen gar nicht anwendbar. Die Theorie der Urtheilstäuschungen begeht den Fehler, dass sie die Empfindung als etwas Absolutes ansieht, wovon dann die Contrastphänomene auffallende Ausnahmen bilden. Es ist nun allerdings nicht zu bestreiten, dass die Reproduction früherer Eindrücke oder die directe Vergleichung mit einem andern, unabhängigen Eindruck die Empfindung beeinflussen kann. Aber es modificirt dann diese Vergleichung umgekehrt die ursprüngliche Empfindung, welche sich in Qualität und Intensität überall nach dem Verhältniss zu andern Empfindungen feststellt. Darum bilden auch jene Modificationen der Empfindung durch Reproduction und Vergleichung keine eigentliche Ausnahme von dem Gesetz der Beziehung, wie wir es oben formulirt haben, sondern es tritt bei ihnen nur die Beziehung zu früheren oder zu unabhängig stattfindenden Eindrücken an die Stelle der für die ursprüngliche Empfindung näher liegenden Beziehung zu den unmittelbar mit einander einwirkenden Reizen. Die gezwungene Deutung, welche die Helmholtz'sche Theorie den meisten Contrasterscheinungen gibt, ist wohl die Ursache gewesen, dass auch nach Aufstellung derselben eine Reihe von Beobachtern, wie Fechner [1]), Rollett [2]), E. Mach [3]), Hering [4]) und in verschiedenen neueren Arbeiten Plateau [5]), an der Hypothese einer physiologischen Wechselwirkung der Netzhautstellen festhielten. Besonders Hering hat die psychologische Theorie lebhaft bekämpft, wozu ja in der That die Annahme von »Urtheilstäuschungen« hinreichenden Anlass gibt. Bei seinen Auslassungen über die von ihm sogenannte »spiritualistische Theorie« hat aber dieser Autor nicht hinreichend beachtet, dass der psychologische Zusammenhang, in den man gewisse Erscheinungen bringt, eine gleichzeitige physiologische Erklärung nicht ausschliesst, dass aber unter Umständen wohl zu dem ersteren, nicht aber zu der letzteren das zureichende Material gegeben sein kann. Eben darum ist nicht jede psychologische Theorie »spiritualistisch«.

---

1) Berichte d. sächs. Ges. d. Wiss. 1860, S. 131.
2) Wiener Sitzungsber. Bd. 55. April 1867. Separatabdruck S. 21.
3) Ebend. Bd. 52, S. 317. Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, II, 1868, S. 46.
4) Zur Lehre vom Lichtsinn, 1.—3. Mittheilung.
5) Bulletin de l'acad. de Belgique, 2. sér. t. 39, p. 100, t. 42, p. 535, 684.

Zehntes Capitel.

Gefühlston der Empfindung.

Neben Intensität und Qualität begegnet uns mehr oder minder ausgeprägt an jeder Empfindung ein drittes Element, welches theils durch die subjective Bedeutung, die das entwickelte Bewusstsein ihm unmittelbar beimisst, theils durch die Eigenschaft ausgezeichnet ist, dass es sich zwischen entgegengesetzten Zuständen bewegt. Wir nennen diesen dritten Bestandtheil der Empfindung den Gefühlston derselben oder das sinnliche Gefühl. Die Gegensätze, zwischen denen das sinnliche Gefühl auf- und abschwankt, bezeichnen wir als Lust- und Unlustgefühle. Lust und Unlust sind Zustände, welche durch einen Indifferenzpunkt in einander übergehen. Darin liegt ausgesprochen, dass es Empfindungen geben muss, welche unbetont, nicht von sinnlichen Gefühlen begleitet sind. Auch treffen wir zahlreiche Empfindungen, deren Gefühlston sehr schwach ist, so dass sie fortwährend um jenen Punkt der Indifferenz sich bewegen. Andere sind fast immer von starken Gefühlen begleitet, so dass bei ihnen der Gefühlston mehr als die sonstige Beschaffenheit der Empfindung sich der Beobachtung aufdrängt. Die ersteren pflegt man im engeren Sinne Empfindungen, die letzteren, indem man den Theil für das Ganze setzt, sinnliche Gefühle zu nennen.

Schon diese Veränderlichkeit des Gefühlstons erschwert die Untersuchung desselben. Einerseits ist zwar das Gefühl regelmässig durch die Intensität und Qualität der Empfindung bestimmt, und es kann daher nicht als ein ähnlich unabhängiger Bestandtheil wie die letzteren gedacht werden. Anderseits können aber doch auch, während die andern Bestandtheile der Empfindung anscheinend unverändert bleiben, die an sie geknüpften Gefühle nach Stärke und Richtung wechseln, so dass sich sofort eine unmittelbare Abhängigkeit derselben von dem gesammten Zustand des Bewusstseins uns aufdrängt. Vermöge dieser verwickelten Bedingungen, unter denen sich ihre Entstehung befindet, kommt schon in die Beschreibung der Gefühle eine kaum zu überwindende Unklarheit. Specifische Bezeichnungen von ähnlicher Unzweideutigkeit, wie sie die Sprache für die Sinnesqualitäten geschaffen hat, fehlen gerade für die sinnlichen Gefühle gänzlich, da dieselben für das sprachbildende Bewusstsein meistens völlig mit den an sie geknüpften sonstigen Zuständen des Bewusstseins verschmolzen sind. Man hilft sich daher mit Ausdrücken, die entweder dem Gebiet der von zusammengesetzteren Vorstellungen und ihrem Verlauf

abhängigen Gemüthsbewegungen entnommen sind, oder man benützt sogar Analogieen mit rein intellectuellen Vorgängen. So gehören im Grunde schon die allgemeinen Bezeichnungen Lust und Unlust, noch mehr aber Freude und Leid, Ernst und Heiterkeit u. s. w. einer höheren Gefühlssphäre an, und eine Vermengung mit intellectuellen Vorgängen ist es, wenn die Lust ein Bejahen, die Unlust eine Verneinung genannt wird[1]), oder wenn man die Lustgefühle auf eine Förderung und Uebereinstimmung, die Unlustgefühle auf eine Störung des Befindens, auf einen Widerstreit des Reizes mit den Bedingungen der Erregbarkeit zurückführt[2]). Denn auch im letzteren Falle ist es zweifelsohne erst die nachträgliche Reflexion, welche uns sagt, dass die sinnlichen Lustgefühle im allgemeinen mit solchen Empfindungsreizen verbunden seien, die unser physisches Sein heben, die Unlustgefühle mit solchen, die dasselbe irgendwie hemmen oder bedrohen.

Indem wir das sinnliche Gefühl als eine dritte Bestimmung der Empfindung betrachten, welche zur Qualität und Intensität in wechselndem Grade hinzutritt, liegt hierin von selbst ausgesprochen, dass es einen Gefühlston ohne eine begleitende Empfindung in der Wirklichkeit ebenso wenig gibt, wie eine Empfindungsqualität ohne Intensität vorkommen kann. Wenn man in jenem Falle häufiger als in diesem geneigt ist ein Product unserer Abstraction für einen selbständigen Zustand anzusehen, so liegt der Grund hiervon wohl in jenem oben schon erwähnten Bedingtsein des Gefühlstons von dem Gesammtzustande des Bewusstseins, welcher leicht den Schein einer relativen Unabhängigkeit von den andern regelmässigen Elementen der Empfindung erwecken kann. Diese Beziehung zum Bewusstsein kann nun aber an sich keinen Grund abgeben, dem Gefühlston eine selbständigere Existenz zuzuschreiben als den übrigen Bestandtheilen der Empfindung, da diese in allen ihren Elementen schliesslich als eine Reaction unseres Bewusstseins aufzufassen ist. Nur in einem Punkte wird die Untersuchung der Gefühlselemente die in den beiden vorigen Capiteln innegehaltenen Grenzen einigermassen überschreiten müssen. Intensität und Qualität der Empfindung liessen sich erörtern, ohne auf die allgemeinen Gesetze des Bewusstseins eine eingehendere Rücksicht zu nehmen. Jene subjectivere Bedeutung dagegen, welche wir unmittelbar den Gefühlen beilegen, wird es unerlässlich machen schon hier auf einige Eigenschaften des Bewusstseins Bezug zu nehmen, deren eingehende Betrachtung einem späteren Orte vorbehalten bleibt[3]). Bevor wir die für die Stärke und Richtung des Gefühlstons wichtige Abhängigkeit desselben

1) Aristoteles, De anima III, 7.
2) Lotze, Medicinische Psychologie, S. 263.
3) Vgl. den vierten Abschnitt, Cap. XV.

von dem Gesammtzustande des Bewusstseins untersuchen, wird es aber angemessen sein die Beziehungen desselben zu den beiden andern durch unsere Abstraction unterschiedenen Bestandtheilen der Empfindung, ihrer Intensität und Qualität, ins Auge zu fassen.

1. Abhängigkeit des Gefühls von der Intensität der Empfindung.

Die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Empfindungsstärke ist am unzweideutigsten bei sehr intensiven Empfindungen zu erkennen, welche von Schmerzgefühl begleitet sind. Dieses letztere ist ein Unlustgefühl, welches mit der Intensität der Empfindung bis zu einer Maximalgrenze zunimmt. In einer gewissen Entfernung von der Reizhöhe verbindet sich die Empfindung mit einem Unlustgefühl, welches wächst, bis die Höhe erreicht ist. Jener Punkt nun, wo das Unlustgefühl anfängt, wird offenbar dem Indifferenzpunkt der Gleichgültigkeit entsprechen; unter diesem Punkte aber sind im allgemeinen Lustempfindungen zu erwarten. In der That bestätigt dies die Erfahrung, welche bezeugt, dass in allen Sinnesgebieten vorzugsweise Empfindungen von mässiger Stärke von Lustgefühlen begleitet sind. So verbinden sich mit den Kitzelempfindungen, welche auf rasch wechselnden Hautreizen von geringer Stärke beruhen, mit den Empfindungen mässiger Muskelanstrengung und Muskelermüdung entschiedene Lustgefühle. Bei den höheren Sinnen tritt aus Gründen, die wir unten näher entwickeln werden, die Gefühlsbetonung der Empfindungen mehr zurück. Sie ist am ehesten noch dann nachzuweisen, wenn man möglichst die Beziehung auf zusammengesetzte Vorstellungen beseitigt, also einen einfachen Klang oder eine Farbe für sich einwirken lässt, wo dann unzweifelhaft die zunächst wohlthuende Empfindung bei wachsender Intensität allmälig in ein Unlust- und Schmerzgefühl übergeht. Nimmt die Empfindung mehr und mehr ab, so vermindert sich gleichfalls das Lustgefühl, bis es nahe der Reizschwelle verschwindend klein geworden ist. Hiernach lässt die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Empfindungs- und Reizintensität etwa folgendermassen sich darstellen. Denken wir uns den Gang der Empfindungsstärken in der Weise wie in Fig. 107 S. 359 dargestellt, indem wir die Reizgrössen als Abscissen benützen, so können wir die Abhängigkeit des Gefühlstones von der Reizstärke durch eine zweite, davon verschiedene Curve versinnlichen. Dieselbe ist in Fig. 121 punktirt gezeichnet; die ausgezogene Linie wiederholt, um das gleichzeitige Wachsen der Empfindungsstärke zu veranschaulichen, einfach die Fig. 107. Lassen wir bei

der punktirten Curve die oberhalb der Abscissenlinie errichteten Ordinaten positive Werthe der Lust, die nach abwärts gerichteten aber negative Werthe der Lust oder solche der Unlust bedeuten, so beginnt die Curve bei der Reizschwelle *a* mit unendlich kleinen Lustgrössen und steigt dann zu einem Maximum an, welches bei einer gewissen endlichen Empfindungsstärke *c* erreicht ist. Von da sinkt sie wieder, kommt bei *e* auf die Abscissenlinie als den Indifferenzpunkt, worauf mit weiterer Zunahme der Reize der Uebergang auf die negative Seite allmälig wachsende Unlustgrössen andeutet, bis schliesslich bei einem Reize *m*, welcher der Reizhöhe entspricht, ein maximaler Unlustwerth erreicht wird. Die Curve, welche die Abhängigkeit des sinnlichen Gefühls von der Reizstärke darstellt, unterscheidet sich demnach von derjenigen, welche den Gang der Empfindungsstärken ausdrückt, wesentlich dadurch, dass die erstere einen Wendepunkt besitzt, womit eben die Bewegung zwischen den entgegengesetzten Zuständen der Lust und Unlust ausgesprochen ist. Wie viel Gefühlston einer reinen Empfindung beigemengt sei, wird sich aus dem jeweiligen Verhältniss der Ordinatenwerthe beider Curven ermessen lassen. Die negativen oder unbewussten Empfindungen haben sämmtlich den Gefühlswerth null: diese unter der Schwelle gelegenen Empfindungen können demnach nur als reine Empfindungen in Betracht kommen, was der nachher zu besprechenden Abhängigkeit des Gefühlstones von dem Gesammtzustand des Bewusstseins entspricht. Bei den schwächsten positiven Empfindungen ist der Gefühlswerth noch gering, dann aber werden sehr bald Reizstärken erreicht, bei denen der reine Antheil der Empfindung und der Gefühlswerth gleicherweise stark sind. Doch der letztere nimmt wieder ab, worauf in der Gegend des Indifferenzpunktes abermals Empfindungsstärken mit sehr kleinem Gefühlstone kommen müssen; diese Grenze ist übrigens wahrscheinlich eine labile und darum in der Beobachtung schwer festzustellen.

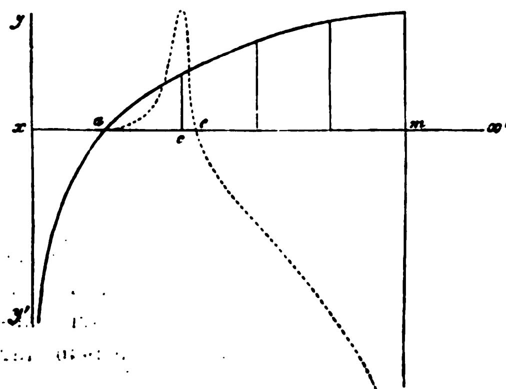


Fig. 121.

Während Anfang und Ende der Gefühlscurve unzweideutig durch die Werthe der Reizschwelle und der Reizhöhe gegeben sind, ist dies nicht so mit jenen beiden ausgezeichneten Punkten, welche dem Maximum der

positiven Lust und dem Indifferenzpunkt entsprechen. Doch lässt einiges über die wahrscheinliche Lage derselben sich aussagen. Was nämlich zunächst den Maximalpunkt betrifft, so scheint die Annahme gerechtfertigt, dass derselbe um den Cardinalwerth der Empfindung gelegen sei, wo die Empfindung einfach proportional der Reizstärke wächst[1]). Bei schwächeren Reizen wird die absolute Grösse der Empfindung zu klein, als dass ein Lustgefühl von hinreichender Stärke sich damit verbinden könnte, bei intensiveren Reizen fehlt es an der genügenden Abstufung in der Intensität der Empfindungen. Dass aber die letztere beim Gefühl eine wesentliche Rolle spielt, geht aus der Unmöglichkeit hervor, bei beharrender Empfindungsgrösse auch dieselben Lustwerthe festzuhalten. Da nun der Gefühlston der Empfindung stets bei einer gewissen Dauer derselben abnimmt, so ist es von vornherein wahrscheinlich, dass diejenigen Reizstärken, welche für den Wechsel der Empfindungen die günstigste Bedingung darbieten, mit den grössten Lustwerthen verbunden seien. Auch die Analogieen aus dem Gebiet der zusammengesetzteren Gemüthsbewegungen, bei denen eine ähnliche Beziehung zwischen den Ursachen der Stimmung und dieser selber wie zwischen Reiz und Gefühl besteht, scheinen dies zu bestätigen. Das Wachsthum des Glücks in seinem Verhältniss zur Zunahme der Glücksgüter folgt innerhalb gewisser Grenzen dem Weber'schen Gesetze, insofern für den Besitzer von 100 Thalern ein Zuschuss von einem ebenso viel bedeutet wie für den Besitzer von 1000 ein Zuschuss von 10 Thalern[2]. Aber für die Schätzung kleiner Schwankungen des Glücks ist Derjenige am günstigsten gestellt, bei welchem die Beglückung der Zunahme der äusseren Glücksgüter einfach proportional ist. Unter dieser Grenze ist der absolute Werth der vorhandenen Glücksgüter zu klein, über derselben sind die unter gewöhnlichen Verhältnissen vorkommenden Schwankungen ihrer Werthe in ihrer relativen Grösse zu unbedeutend, um eine zureichende Befriedigung möglich zu machen. Dies bestätigt denn auch die Erfahrung aller Zeiten, nach welcher eine mässige Segnung mit Glücksgütern für das Gefühl der Beglückung die günstigsten Bedingungen bietet. Aehnlich verhält es sich nun auf dem viel elementareren Gebiet des sinnlichen Gefühls, für welches immerhin schon die Regel gilt, dass die Grösse desselben zugleich von dem zeitlichen Wechsel der begründenden Empfindung bestimmt wird. Das Lustgefühl erreicht also wahrscheinlich seinen Höhepunkt nahe bei derselben Grösse der Empfindung, welche auch für die genaue Unterscheidung der objectiven Reize die günstigste ist. Da aber die gewöhnlich ganz zur objectiven Auffassung der Eindrücke verwandte mittlere Empfindungsstärke jedenfalls

1) Vgl. S. 360.   2) Vgl. unten Nr. 6.

wir die Farbeneindrücke in der Empfindung nach ihrem wechselseitigen Verhältnisse bestimmen, ähnlich wie dies mit den Intensitäten aller Empfindungen und mit den Qualitäten der Tonempfindung, den Tonhöhen, der Fall ist. Im Gebiete des Lichtsinnes werden die Erscheinungen nur durch das gegenseitige Verhältniss von Lichtstärke und Farbensättigung verwickelter. Ausserdem scheinen sich hier, was mit der Eigenschaft des Auges räumliche Vorstellungen der Objecte zu erzeugen in Verbindung stehen dürfte, aus den Residuen früherer Eindrücke festere Beziehungspunkte für die Auffassung der neu einwirkenden Reize zu bilden, wodurch die einfache Wechselbeziehung der letzteren gestört werden kann. In dieser in den Contrasterscheinungen ihren Ausdruck findenden directen Wechselbeziehung selbst begegnet uns aber eine letzte Anwendung jenes allgemeinen Gesetzes der Beziehung, welches alle unsere Empfindungen beherrscht. Auch im Gebiete des Lichtsinns werden wir voraussetzen müssen, dass dieses Gesetz eine psychologische und eine physiologische Seite hat. Daraus jedoch, dass die Contrasterscheinungen einen psychologischen Ausdruck zulassen, werden wir zugleich schliessen dürfen, dass die physiologischen Grundlagen derselben centraler Natur sind, indem sie aus jener Wechselwirkung des Organs der Apperception mit dem Sinnescentrum hervorgehen, auf welche überhaupt das Gesetz der Beziehung vermöge seiner psychologischen Bedeutung hinweist[1].

Die Young-Helmholtz'sche Hypothese der Lichtempfindungen ist ohne Zweifel als eine der consequentesten Anwendungen der Lehre von den specifischen Energieen anzuerkennen, welche die Sinneslehre aufzuweisen hat. Die Unzulänglichkeit dieser Lehre tritt darum gerade bei ihr in besonders augenfälliger Weise zu Tage. Genauer betrachtet sagt jene Hypothese gar nichts anderes als was schon im Mischungsgesetze enthalten ist, aber eine Erklärung des letzteren enthält sie nicht; denn warum aus den drei Grundfarben alle Lichtempfindungen zusammengesetzt werden können, dies wird durch die drei Fasergattungen ebenso wenig begreiflich gemacht wie durch das Newton'sche Dreieck. Die Hypothese Hering's hofft nun diesem Uebelstande durch eine Vermehrung der specifischen Energieen zu begegnen. Anscheinend führt zwar auch sie nur drei specifisch verschiedene Sehstoffe ein, die roth-grüne, gelb-blaue und schwarz-weisse Substanz, da aber jeder dieser Substanzen zwei völlig verschiedene Energieen zugeschrieben werden, so ist in Wahrheit die Anzahl der letzteren auf sechs vermehrt. Da nun alle Farben- und Lichtempfindungen stetig in einander übergehen, so ist es selbstverständlich, dass, wenn man nur eine genügend grosse Zahl derselben herausgreift, die übrigen als Mischungen der gewählten angesehen werden können. Durch die Beschränkung der farbigen Sehsubstanzen auf zwei wird aber Hering weiterhin zu einer völlig un-

---

regung beigemischt ist, den Hintergrund bildet. Doch bedarf dieser Gegenstand noch der näheren Untersuchung.

1) Vgl. hierzu Cap. VIII, S. 354 f.

zulässigen Analogie zwischen den Farbenempfindungen und der farblosen Empfindung verführt. Weiss entspricht nach ihm der Dissimilation oder Zersetzung der schwarz-weissen Substanz, Schwarz der Assimilation, d. h. der Wiederherstellung ihrer ursprünglichen Constitution. Aehnlich sollen sich nun Roth und Grün, Gelb und Blau zu einander verhalten, wobei nur unbestimmt bleibt, welche von ihnen Dissimilations- und welche Assimilationsfarben sind. Diese Analogie ist undurchführbar. Jede Farbenempfindung kann an Intensität vermehrt oder vermindert werden, ohne dass dabei der Farbenton eine Veränderung erleidet. Die Intensitätsänderung der Empfindung Grau besteht aber regelmässig darin, dass sie entweder in Weiss oder in Schwarz übergeht. Ferner soll, wenn Assimilation und Dissimilation der farblosen Substanz im Gleichgewicht sind, eine zwischen Schwarz und Weiss in der Mitte liegende Empfindung, nämlich Grau, entstehen; bei den farbigen Substanzen soll aber unter der gleichen Bedingung nicht eine gemischte sondern gar keine Empfindung zu Stande kommen. Dass überdies die HERING'sche Hypothese das Mischungsgesetz der Farben ebenso wenig wie die Unterschiede der partiellen Farbenblindheit zu erklären vermag, wurde schon erörtert.

Was nun die oben auseinandergesetzte Hypothese betrifft, so bemüht sich dieselbe einerseits die Voraussetzungen auf das Nothwendige einzuschränken und anderseits zugleich über die Entwicklung der Lichtempfindungen Rechenschaft zu geben. Die letztere, nach welcher die Empfindung von Hell und Dunkel den Farbenempfindungen vorangeht, verlangt die Unterscheidung des Processes der farblosen Empfindung als eines solchen, der unabhängig von der Farbenempfindung existiren kann, nicht erst, wie die YOUNG'sche Hypothese annimmt, aus einer Vermischung von Farbenempfindungen entspringt. Dagegen wird man nicht umgekehrt sagen dürfen, dass auch die Farbenempfindung einen Process verlange, welcher unabhängig von der farblosen Empfindung stattfinden könne. Denn es ist höchst unwahrscheinlich, dass die Farbenempfindung jemals für sich allein vorkommt; jedenfalls ist diese bei unserm eigenen Sehen stets von der farblosen Empfindung begleitet. Wir haben darum auch kein Recht, etwa für die farbige und für die farblose Empfindung von Anfang an verschiedene Sehsubstanzen vorauszusetzen, sondern genetisch weit verständlicher ist die Annahme, dass in gewissen morphologischen Elementen die bisher nur zur farblosen Erregung geeigneten photochemischen Stoffe eine Beschaffenheit annehmen, wodurch sie gleichzeitig zur farbigen Erregung geeignet werden. Beide Erregungsvorgänge sind dann aber als einander begleitende verschiedenartige Processe anzusehen, von denen der erste gleichförmig ist, bloss Intensitätsunterschiede darbietet, der zweite dagegen in der theils durch die subjective Verwandtschaft der Farben theils durch das Mischungsgesetz angezeigten Weise von der Wellenlänge abhängt. Bei der verwickelten chemischen Beschaffenheit der hier in Betracht kommenden Stoffe hat das Auftreten einer Substanz, deren photochemische Zersetzungsweise sich langsam mit der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes verändert, nichts befremdendes, wenn wir auch über die nähere Art dieser Zersetzung nichts wissen und uns daher, abgesehen von den Annahmen, welche der Gang der Empfindung und das Mischungsgesetz nahe legen, uns besser jeder Hypothese enthalten.

Auch rücksichtlich der Bedingungen, welche die Entwicklung des Farbensinns bestimmten, sind wir selbstverständlich auf Vermuthungen beschränkt. GRANT ALLEN hat erörtert, dass bei den Insekten die Aufsuchung der in Blüthen enthaltenen

Nahrung, wie sie auf der einen Seite die Farbenmannigfaltigkeit der Blumen verstärkt habe, so auf der andern Seite durch den Kampf ums Dasein die Entwicklung des Farbensinns befördert haben werde [1]. Aehnlich kann man überhaupt vermuthen, dass die Unterscheidung verschieden gefärbter Objecte bei den lebenden Wesen feiner geworden ist, weil sie ihnen nützlich war. Den letzten Grund des Vorgangs wird man aber in dem Kampf ums Dasein schwerlich sehen können, da eine Farbenunterscheidung schon existiren musste, ehe sie nützlich werden konnte. An der Hand der Sprachvergleichung hat Lazarus Geiger die Annahme aufgestellt, dass die feinere Entwicklung des Farbensinns ein verhältnissmässig spätes Product menschlicher Entwicklung sei, da den älteren Sprachformen die Bezeichnungen für gewisse Farben fehlen [2]. Die Hellenen zur Zeit des Homer würden hiernach z. B. zwar Roth und Grün, aber noch nicht Blau empfunden haben, und die Entwicklung der Empfindungen Orange, Indigblau, Violett würde sogar erst den allerletzten Jahrhunderten angehören. Diese Hypothese übersieht, dass die Wahl sprachlicher Bezeichnungen von praktischen Bedürfnissen bestimmt gewesen ist, welche über die Existenz der Empfindungen nichts entscheiden. Noch heute findet sich bei Naturvölkern eine verhältnissmässige Armuth in der sprachlichen Unterscheidung der Farben, ohne dass sich bei genauerer Prüfung eine generelle Verbreitung partieller Farbenblindheit herausstellt [3]. So wahrscheinlich es ist, dass sich die Farbenempfindungen entwickelt haben, so unwahrscheinlich ist es, dass diese Entwicklung seit der Zeit der Existenz des Menschen bei diesem in irgend nennenswerther Weise sich vervollständigt hat.

Im Unterschiede von den bisher betrachteten qualitativen Eigenschaften der Lichtempfindung, für welche die wesentlichen physiologischen Grundlagen in dem peripherischen Sinnesorgane vorauszusetzen sind, glaubten wir die Contrasterscheinungen auf centrale Bedingungen zurückführen zu müssen. Hauptsächlich wegen ihrer Beziehung zu den Nachbildern ist man meistens geneigt gewesen, sie ebenfalls aus den physiologischen Wirkungen der Netzhauterregung abzuleiten. Wie bei den Nachbildern die Netzhaut successiv für entgegengesetzte Erregungszustände disponirt werde, so sollte dies beim Contrast simultan geschehen [4], daher auch beide von Chevreul als successiver und simultaner Contrast unterschieden wurden [5]. Fechner zeigte, dass manche Erscheinungen, die man dem simultanen Contrast zugerechnet hatte, auf einen successiven, auf eine Veränderung der Lichtempfindung durch Nachbilder zu beziehen seien, bewies aber anderseits auch die Unabhängigkeit anderer Contrasterscheinungen von den Nachbildern und stellte in Bezug auf eines der auffallendsten Contrastphänomene, die farbigen Schatten, bereits die Mitwirkung eines psychologischen

---

1) Grant Allen, The colour-sense, its origin and development. London 1879.

2) L. Geiger, Zur Entwicklungsgeschichte der Menschheit. Stuttgart 1871, S. 56 f. Vgl. ausserdem Hugo Magnus, Die geschichtliche Entwicklung des Farbensinns. Leipzig 1877. Eine kritische Uebersicht der hierüber entstandenen Polemik geben A. Marty, Die Frage nach der geschichtlichen Entwicklung des Farbensinns. Wien 1879, und E. Krause, Kosmos, I, S. 275, III, S. 256.

3) Grant Allen a. a. O. H. Magnus, Untersuchungen über den Farbensinn der Naturvölker. Jena 1880. R. Andree, Zeitschr. f. Ethnologie, X, S. 323. A. S. Gatchet, Americ. Naturalist, XIII, p. 475.

4) Plateau, Ann. de chimie et de phys. t. 58, p. 339.

5) Chevreul, Mém. de l'acad. de sciences, XI, p. 447.

Factors fest[1]. Nähere Nachweise über die Bedingungen des Contrastes wurden von Brücke[2] und H. Meyer[3] gegeben, wobei namentlich letzterer schon auf die Abhängigkeit vom Sättigungsgrad der Farben aufmerksam machte. Der bisher geltenden physiologischen Theorie setzte endlich Helmholtz eine psychologische entgegen[4], die zunächst die empiristische Form annahm und sich namentlich auf die Meyer'schen Versuche stützte. Er wies darauf hin, dass der Contrast bedeutend vermindert wird, sobald wir den inducirten Eindruck auf ein gesondertes Object beziehen, verkannte aber, wie ich glaube, die wahre Bedeutung der Sättigungsverhältnisse der contrastirenden Farben, weil er zu sehr an die speciellen Bedingungen des Meyer'schen Versuchs sich hielt. Die contrasterhöhende Wirkung des bedeckenden Briefpapiers bezieht nämlich Helmholtz darauf, dass wir den grauen Fleck scheinbar durch eine farbige Bedeckung sehen sollen. Befindet sich z. B. ein graues Papierstückchen auf rothem Grunde, und decken wir nun ein durchscheinendes Papier darüber, so sollen wir Alles durch ein gleichförmig gefärbtes rosarothes Papier zu sehen glauben: ein Object, welches durch ein rosarothes Medium gesehen grau empfunden wird, müsse aber grünlich blau sein, und daher erscheine der graue Fleck in dieser Farbe. Aehnlich ist seine Erklärung des Versuchs von Ragoni Scina mit der spiegelnden Glasplatte. Demzufolge sieht Helmholtz die Contrasterscheinungen im wesentlichen als Urtheilstäuschungen an. Bei den farbigen Schatten vollzieht sich nach ihm diese Täuschung in folgender Weise: Wir sind gewohnt das verbreitete Tageslicht weiss zu sehen; ist nun ausnahmsweise dasselbe nicht weiss, sondern röthlich, so ignoriren wir diese Abweichung ganz oder theilweise; wenn wir aber eine röthliche Beleuchtung weiss sehen, so muss uns ein in Wirklichkeit grauer Schatten so erscheinen, als wenn ihm zu Weiss etwas rothes Licht fehlte, also grünblau. Gegen diese Theorie erheben sich jedoch schon mit Rücksicht auf die Ausführung der Versuche erhebliche Bedenken. Wenn beim Meyer'schen Versuch wirklich die Täuschung obwaltete, dass wir durch ein gefärbtes Papier zu sehen glaubten, so müsste der Contrast um so intensiver sein, je mehr das Papier gefärbt ist, je durchscheinender man also die Bedeckung nimmt: dies ist aber nicht der Fall, sondern man findet, dass eine sehr dünne Bedeckung auf gesättigtem Grunde fast gar keinen Contrast gibt, dass das bedeckende Papier also offenbar durch die Abnahme der Sättigung wirkt. Aehnlich ist beim Versuch von Ragoni Scina diejenige Stellung der Glasplatte die günstigste, bei welcher sich hinreichend viel weisses Licht beigemischt hat. Was ferner die farbigen Schatten betrifft, so sind dieselben dann ganz besonders deutlich, wenn man die gefärbte Beschaffenheit der Beleuchtung gut erkennt, wenn man also z. B. nur ein beschränktes Feld farbig beleuchtet; der graue Schatten innerhalb dieses Feldes erscheint dann ausserordentlich deutlich in der Complementarfarbe, obgleich man nicht den geringsten Grund hat, die Farbe des Feldes mit der des Tageslichtes, gegen welche sie sich deutlich abhebt, zu verwechseln. Auf die Farben und Helligkeits

---

1) Fechner, Poggendorff's Ann. Bd. [illegible] S. [illegible] und Bd. [illegible] S. [illegible]. Ergänzungen dazu in den Berichten der sächs. Ges. d. Wiss. 1860 [illegible]

2) Poggendorff's Ann. Bd. [illegible] S. [illegible]. Denkschriften der Wiener Akademie III S. 95. Sitzungsber. derselben Bd. [illegible]

3) Poggendorff's Annalen Bd. [illegible] S. [illegible]

4) Physiologische Optik S. [illegible]

contraste an der rotirenden Scheibe des Farbenkreisels sind endlich alle diese Erklärungen gar nicht anwendbar. Die Theorie der Urtheilstäuschungen begeht den Fehler, dass sie die Empfindung als etwas Absolutes ansieht, wovon dann die Contrastphänomene auffallende Ausnahmen bilden. Es ist nun allerdings nicht zu bestreiten, dass die Reproduction früherer Eindrücke oder die directe Vergleichung mit einem andern, unabhängigen Eindruck die Empfindung beeinflussen kann. Aber es modificirt dann diese Vergleichung umgekehrt die ursprüngliche Empfindung, welche sich in Qualität und Intensität überall nach dem Verhältniss zu andern Empfindungen feststellt. Darum bilden auch jene Modificationen der Empfindung durch Reproduction und Vergleichung keine eigentliche Ausnahme von dem Gesetz der Beziehung, wie wir es oben formulirt haben, sondern es tritt bei ihnen nur die Beziehung zu früheren oder zu unabhängig stattfindenden Eindrücken an die Stelle der für die ursprüngliche Empfindung näher liegenden Beziehung zu den unmittelbar mit einander einwirkenden Reizen. Die gezwungene Deutung, welche die HELMHOLTZ'sche Theorie den meisten Contrasterscheinungen gibt, ist wohl die Ursache gewesen, dass auch nach Aufstellung derselben eine Reihe von Beobachtern, wie FECHNER[1], ROLLETT[2], E. MACH[3], HERING[4] und in verschiedenen neueren Arbeiten PLATEAU[5], an der Hypothese einer physiologischen Wechselwirkung der Netzhautstellen festhielten. Besonders HERING hat die psychologische Theorie lebhaft bekämpft, wozu ja in der That die Annahme von »Urtheilstäuschungen« hinreichenden Anlass gibt. Bei seinen Auslassungen über die von ihm sogenannte »spiritualistische Theorie« hat aber dieser Autor nicht hinreichend beachtet, dass der psychologische Zusammenhang, in den man gewisse Erscheinungen bringt, eine gleichzeitige physiologische Erklärung nicht ausschliesst, dass aber unter Umständen wohl zu dem ersteren, nicht aber zu der letzteren das zureichende Material gegeben sein kann. Eben darum ist nicht jede psychologische Theorie »spiritualistisch«.

1) Berichte d. sächs. Ges. d. Wiss. 1860, S. 131.
2) Wiener Sitzungsber. Bd. 55. April 1867. Separatabdruck S. 21.
3) Ebend. Bd. 52, S. 317. Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, II, 1868, S. 46.
4) Zur Lehre vom Lichtsinn, 1.—3. Mittheilung.
5) Bulletin de l'acad. de Belgique, 2. sér. t. 39, p. 100, t. 42, p. 535, 684.

Zehntes Capitel.

Gefühlston der Empfindung.

Neben Intensität und Qualität begegnet uns mehr oder minder ausgeprägt an jeder Empfindung ein drittes Element, welches theils durch die subjective Bedeutung, die das entwickelte Bewusstsein ihm unmittelbar beimisst, theils durch die Eigenschaft ausgezeichnet ist, dass es sich zwischen entgegengesetzten Zuständen bewegt. Wir nennen diesen dritten Bestandtheil der Empfindung den Gefühlston derselben oder das sinnliche Gefühl. Die Gegensätze, zwischen denen das sinnliche Gefühl auf- und abschwankt, bezeichnen wir als Lust- und Unlustgefühle. Lust und Unlust sind Zustände, welche durch einen Indifferenzpunkt in einander übergehen. Darin liegt ausgesprochen, dass es Empfindungen geben muss, welche unbetont, nicht von sinnlichen Gefühlen begleitet sind. Auch treffen wir zahlreiche Empfindungen, deren Gefühlston sehr schwach ist, so dass sie fortwährend um jenen Punkt der Indifferenz sich bewegen. Andere sind fast immer von starken Gefühlen begleitet, so dass bei ihnen der Gefühlston mehr als die sonstige Beschaffenheit der Empfindung sich der Beobachtung aufdrängt. Die ersteren pflegt man im engeren Sinne Empfindungen, die letzteren, indem man den Theil für das Ganze setzt, sinnliche Gefühle zu nennen.

Schon diese Veränderlichkeit des Gefühlstons erschwert die Untersuchung desselben. Einerseits ist zwar das Gefühl regelmässig durch die Intensität und Qualität der Empfindung bestimmt, und es kann daher nicht als ein ähnlich unabhängiger Bestandtheil wie die letzteren gedacht werden. Anderseits können aber doch auch, während die andern Bestandtheile der Empfindung anscheinend unverändert bleiben, die an sie geknüpften Gefühle nach Stärke und Richtung wechseln, so dass sich sofort eine unmittelbare Abhängigkeit derselben von dem gesammten Zustand des Bewusstseins uns aufdrängt. Vermöge dieser verwickelten Bedingungen, unter denen sich ihre Entstehung befindet, kommt schon in die Beschreibung der Gefühle eine kaum zu überwindende Unklarheit. Specifische Bezeichnungen von ähnlicher Unzweideutigkeit, wie sie die Sprache für die Sinnesqualitäten geschaffen hat, fehlen gerade für die sinnlichen Gefühle gänzlich, da dieselben für das sprachbildende Bewusstsein meistens völlig mit den an sie geknüpften sonstigen Zuständen des Bewusstseins verschmolzen sind. Man hilft sich daher mit Ausdrücken, die entweder dem Gebiet der von zusammengesetzteren Vorstellungen und ihrem Verlauf

abhängigen Gemüthsbewegungen entnommen sind, oder man benützt sogar Analogieen mit rein intellectuellen Vorgängen. So gehören im Grunde schon die allgemeinen Bezeichnungen Lust und Unlust, noch mehr aber Freude und Leid, Ernst und Heiterkeit u. s. w. einer höheren Gefühlssphäre an, und eine Vermengung mit intellectuellen Vorgängen ist es, wenn die Lust ein Bejahen, die Unlust eine Verneinung genannt wird[1]), oder wenn man die Lustgefühle auf eine Förderung und Uebereinstimmung, die Unlustgefühle auf eine Störung des Befindens, auf einen Widerstreit des Reizes mit den Bedingungen der Erregbarkeit zurückführt[2]). Denn auch im letzteren Falle ist es zweifelsohne erst die nachträgliche Reflexion, welche uns sagt, dass die sinnlichen Lustgefühle im allgemeinen mit solchen Empfindungsreizen verbunden seien, die unser physisches Sein heben, die Unlustgefühle mit solchen, die dasselbe irgendwie hemmen oder bedrohen.

Indem wir das sinnliche Gefühl als eine dritte Bestimmung der Empfindung betrachten, welche zur Qualität und Intensität in wechselndem Grade hinzutritt, liegt hierin von selbst ausgesprochen, dass es einen Gefühlston ohne eine begleitende Empfindung in der Wirklichkeit ebenso wenig gibt, wie eine Empfindungsqualität ohne Intensität vorkommen kann. Wenn man in jenem Falle häufiger als in diesem geneigt ist ein Product unserer Abstraction für einen selbständigen Zustand anzusehen, so liegt der Grund hiervon wohl in jenem oben schon erwähnten Bedingtsein des Gefühlstons von dem Gesammtzustande des Bewusstseins, welcher leicht den Schein einer relativen Unabhängigkeit von den andern regelmässigen Elementen der Empfindung erwecken kann. Diese Beziehung zum Bewusstsein kann nun aber an sich keinen Grund abgeben, dem Gefühlston eine selbständigere Existenz zuzuschreiben als den übrigen Bestandtheilen der Empfindung, da diese in allen ihren Elementen schliesslich als eine Reaction unseres Bewusstseins aufzufassen ist. Nur in einem Punkte wird die Untersuchung der Gefühlselemente die in den beiden vorigen Capiteln innegehaltenen Grenzen einigermassen überschreiten müssen. Intensität und Qualität der Empfindung liessen sich erörtern, ohne auf die allgemeinen Gesetze des Bewusstseins eine eingehendere Rücksicht zu nehmen. Jene subjectivere Bedeutung dagegen, welche wir unmittelbar den Gefühlen beilegen, wird es unerlässlich machen schon hier auf einige Eigenschaften des Bewusstseins Bezug zu nehmen, deren eingehende Betrachtung einem späteren Orte vorbehalten bleibt[3]). Bevor wir die für die Stärke und Richtung des Gefühlstons wichtige Abhängigkeit desselben

1) ARISTOTELES, De anima III, 7.
2) LOTZE, Medicinische Psychologie, S. 268.
3) Vgl. den vierten Abschnitt, Cap. XV.

von dem Gesammtzustande des Bewusstseins untersuchen, wird es aber angemessen sein die Beziehungen desselben zu den beiden andern durch unsere Abstraction unterschiedenen Bestandtheilen der Empfindung, ihrer Intensität und Qualität, ins Auge zu fassen.

1. Abhängigkeit des Gefühls von der Intensität der Empfindung.

Die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Empfindungsstärke ist am unzweideutigsten bei sehr intensiven Empfindungen zu erkennen, welche von Schmerzgefühl begleitet sind. Dieses letztere ist ein Unlustgefühl, welches mit der Intensität der Empfindung bis zu einer Maximalgrenze zunimmt. In einer gewissen Entfernung von der Reizhöhe verbindet sich die Empfindung mit einem Unlustgefühl, welches wächst, bis die Höhe erreicht ist. Jener Punkt nun, wo das Unlustgefühl anfängt, wird offenbar dem Indifferenzpunkt der Gleichgültigkeit entsprechen; unter diesem Punkte aber sind im allgemeinen Lustempfindungen zu erwarten. In der That bestätigt dies die Erfahrung, welche bezeugt, dass in allen Sinnesgebieten vorzugsweise Empfindungen von mässiger Stärke von Lustgefühlen begleitet sind. So verbinden sich mit den Kitzelempfindungen, welche auf rasch wechselnden Hautreizen von geringer Stärke beruhen, mit den Empfindungen mässiger Muskelanstrengung und Muskelermüdung entschiedene Lustgefühle. Bei den höheren Sinnen tritt aus Gründen, die wir unten näher entwickeln werden, die Gefühlsbetonung der Empfindungen mehr zurück. Sie ist am ehesten noch dann nachzuweisen, wenn man möglichst die Beziehung auf zusammengesetzte Vorstellungen beseitigt, also einen einfachen Klang oder eine Farbe für sich einwirken lässt, wo dann unzweifelhaft die zunächst wohlthuende Empfindung bei wachsender Intensität allmälig in ein Unlust- und Schmerzgefühl übergeht. Nimmt die Empfindung mehr und mehr ab, so vermindert sich gleichfalls das Lustgefühl, bis es nahe der Reizschwelle verschwindend klein geworden ist. Hiernach lässt die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Empfindungs- und Reizintensität etwa folgendermassen sich darstellen. Denken wir uns den Gang der Empfindungsstärken in der Weise wie in Fig. 107 S. 359 dargestellt, indem wir die Reizgrössen als Abscissen benützen, so können wir die Abhängigkeit des Gefühlstones von der Reizstärke durch eine zweite, davon verschiedene Curve versinnlichen. Dieselbe ist in Fig. 121 punktirt gezeichnet; die ausgezogene Linie wiederholt, um das gleichzeitige Wachsen der Empfindungsstärke zu veranschaulichen, einfach die Fig. 107. Lassen wir bei

der punktirten Curve die oberhalb der Abscissenlinie errichteten Ordinaten positive Werthe der Lust, die nach abwärts gerichteten aber negative Werthe der Lust oder solche der Unlust bedeuten, so beginnt die Curve bei der Reizschwelle *a* mit unendlich kleinen Lustgrössen und steigt dann zu einem Maximum an, welches bei einer gewissen endlichen Empfindungsstärke *c* erreicht ist. Von da sinkt sie wieder, kommt bei *e* auf die Abscissenlinie als den Indifferenzpunkt, worauf mit weiterer Zunahme der Reize der Uebergang auf die negative Seite allmälig wachsende Unlustgrössen andeutet, bis schliesslich bei einem Reize *m*, welcher der Reizhöhe entspricht, ein maximaler Unlustwerth erreicht wird. Die Curve, welche die Abhängigkeit des sinnlichen Gefühls von der Reizstärke darstellt, unterscheidet sich demnach von derjenigen, welche den Gang der Empfindungsstärken ausdrückt, wesentlich dadurch, dass die erstere einen W e n d e p u n k t besitzt, womit eben die Bewegung zwischen den entgegengesetzten Zuständen der Lust und Unlust ausgesprochen ist. Wie viel Gefühlston einer reinen Empfindung beigemengt sei, wird sich aus dem jeweiligen Verhältniss der Ordinatenwerthe beider Curven ermessen lassen. Die negativen oder unbewussten Empfindungen haben sämmtlich den Gefühlswerth null: diese unter der Schwelle gelegenen Empfindungen können demnach nur als r e i n e Empfindungen in Betracht kommen, was der nachher zu besprechenden Abhängigkeit des Gefühlstones von dem Gesammtzustand des Bewusstseins entspricht. Bei den schwächsten positiven Empfindungen ist der Gefühlswerth noch gering, dann aber werden sehr bald Reizstärken erreicht, bei denen der reine Antheil der Empfindung und der Gefühlswerth gleicherweise stark sind. Doch der letztere nimmt wieder ab, worauf in der Gegend des Indifferenzpunktes abermals Empfindungsstärken mit sehr kleinem Gefühlstone kommen müssen; diese Grenze ist übrigens wahrscheinlich eine labile und darum in der Beobachtung schwer festzustellen.

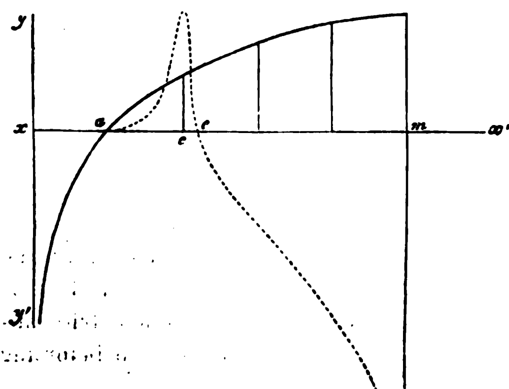


Fig. 121.

Während Anfang und Ende der Gefühlscurve unzweideutig durch die Werthe der Reizschwelle und der Reizhöhe gegeben sind, ist dies nicht so mit jenen beiden ausgezeichneten Punkten, welche dem Maximum der

positiven Lust und dem Indifferenzpunkt entsprechen. Doch lässt einiges über die wahrscheinliche Lage derselben sich aussagen. Was nämlich zunächst den Maximalpunkt betrifft, so scheint die Annahme gerechtfertigt, dass derselbe um den Cardinalwerth der Empfindung gelegen sei, wo die Empfindung einfach proportional der Reizstärke wächst[1]). Bei schwächeren Reizen wird die absolute Grösse der Empfindung zu klein, als dass ein Lustgefühl von hinreichender Stärke sich damit verbinden könnte, bei intensiveren Reizen fehlt es an der genügenden Abstufung in der Intensität der Empfindungen. Dass aber die letztere beim Gefühl eine wesentliche Rolle spielt, geht aus der Unmöglichkeit hervor, bei beharrender Empfindungsgrösse auch dieselben Lustwerthe festzuhalten. Da nun der Gefühlston der Empfindung stets bei einer gewissen Dauer derselben abnimmt, so ist es von vornherein wahrscheinlich, dass diejenigen Reizstärken, welche für den Wechsel der Empfindungen die günstigste Bedingung darbieten, mit den grössten Lustwerthen verbunden seien. Auch die Analogieen aus dem Gebiet der zusammengesetzteren Gemüthsbewegungen, bei denen eine ähnliche Beziehung zwischen den Ursachen der Stimmung und dieser selber wie zwischen Reiz und Gefühl besteht, scheinen dies zu bestätigen. Das Wachsthum des Glücks in seinem Verhältniss zur Zunahme der Glücksgüter folgt innerhalb gewisser Grenzen dem Weber'schen Gesetze, insofern für den Besitzer von 100 Thalern ein Zuschuss von einem ebenso viel bedeutet wie für den Besitzer von 1000 ein Zuschuss von 10 Thalern[2]). Aber für die Schätzung kleiner Schwankungen des Glücks ist Derjenige am günstigsten gestellt, bei welchem die Beglückung der Zunahme der äusseren Glücksgüter einfach proportional ist. Unter dieser Grenze ist der absolute Werth der vorhandenen Glücksgüter zu klein, über derselben sind die unter gewöhnlichen Verhältnissen vorkommenden Schwankungen ihrer Werthe in ihrer relativen Grösse zu unbedeutend, um eine zureichende Befriedigung möglich zu machen. Dies bestätigt denn auch die Erfahrung aller Zeiten, nach welcher eine mässige Segnung mit Glücksgütern für das Gefühl der Beglückung die günstigsten Bedingungen bietet. Aehnlich verhält es sich nun auf dem viel elementareren Gebiet des sinnlichen Gefühls, für welches immerhin schon die Regel gilt, dass die Grösse desselben zugleich von dem zeitlichen Wechsel der begründenden Empfindung bestimmt wird. Das Lustgefühl erreicht also wahrscheinlich seinen Höhepunkt nahe bei derselben Grösse der Empfindung, welche auch für die genaue Unterscheidung der objectiven Reize die günstigste ist. Da aber die gewöhnlich ganz zur objectiven Auffassung der Eindrücke verwandte mittlere Empfindungsstärke jedenfalls

1) Vgl. S. 360. 2) Vgl. unten Nr. 4.

nicht weit über dem Cardinalwerthe liegt, so ist anzunehmen, dass die Gefühlscurve verhältnissmässig rasch von ihrem positiven Maximum auf den Indifferenzpunkt herabsinkt. Doch kommt hier überall auch in Betracht, dass die Gefühlsstärke mit der zeitlichen Dauer der Empfindungen wandelbar ist, wodurch die Gestalt der Gefühlscurve, namentlich in Bezug auf die Lage ihres Maximums und ihres Indifferenzpunktes, fortwährenden Aenderungen unterworfen sein muss, selbst wenn die Reizbarkeit und Reizempfänglichkeit constant bleiben, also die Empfindungscurve sich nicht ändert.

2. Abhängigkeit des Gefühls von der Qualität der Empfindung.

Die Abhängigkeit des Gefühls von der Empfindungsqualität tritt naturgemäss da am deutlichsten hervor, wo der Gefühlston die übrigen Bestandtheile der Empfindung fast ganz absorbirt, bei den Organempfindungen, den Tast-, Geruchs- und Geschmacksempfindungen. Hier allein tritt ein, dass wir geneigt sind, ein bestimmtes Quale der Empfindung an und für sich und ohne Rücksicht auf die Empfindungsstärke zu den Lust- oder Unlustgefühlen zu rechnen. So scheidet man die Geschmacks- und Geruchsempfindungen ohne weiteres in angenehme und unangenehme, indem man z. B. das Süsse zu den angenehmen, das Bittere zu den unangenehmen Geschmäcken rechnet. Aber schon beim Sauren wird man sehr zweifelhaft sein, welche Stellung ihm anzuweisen sei, und wohl eher zu dem Resultate kommen, dass es bei mässiger Stärke den angenehmen, bei grösserer den unangenehmen Gefühlen zugezählt werden müsse. In der That ist es nun auch mit den übrigen Empfindungen nicht anders. Die Empfindung Süss bleibt nur so lange angenehm, als sie eine gewisse Intensität und Dauer nicht überschreitet, und die Empfindung Bitter verliert ihren widrigen Charakter, wenn sich ihre Stärke ermässigt. Mit den Gerüchen verhält es sich ebenso, denn es ist eine bekannte Thatsache, dass Geruchsstoffe, die in concentrirter Form zu den unangenehmsten gehören, bei geeigneter Verdünnung als Wohlgerüche Verwendung finden. Wir können es demnach wohl als ein allgemeines Resultat aussprechen, dass es keine Empfindungsqualität gibt, die absolut angenehm oder unangenehm wäre, sondern dass bei jeder das Gefühl in der vorhin bestimmten Weise Function der Intensität ist, so dass bei einer gewissen mässigen Empfindungsstärke der Gefühlston das Maximum seines positiven Werthes erreicht und dann durch einen Indifferenzpunkt zu immer mehr wachsenden negativen Werthen übergeht. Wohl aber können, wie die Erfahrung gerade bei den mit sehr hervortretendem Gefühlston versehenen Empfindungen lehrt, jene

ausgezeichneten Werthe sehr verschiedenen Empfindungsstärken entsprechen, so dass eine gewisse Empfindungsqualität, z. B. das Bittere, schon bedeutende Unlustwerthe erreicht hat, wo eine andere, z. B. das Süsse, noch dem Maximum der Lustwerthe nahe steht. Bei manchen Organempfindungen scheint der Indifferenzpunkt sogar dicht bei der Reizschwelle zu liegen, wodurch jener ganze Abschnitt der Gefühlscurve, welcher den Lustwerthen der Empfindung entspricht, ausserordentlich nahe zusammengedrängt wird. Aber dies steht durchaus im Einklange mit der Erfahrung, dass alle jene Organempfindungen, welche das Gefühl der Gesundheit vermitteln, verhältnissmässig schwach sind. Es ist wahrscheinlich, dass diese wechselnde Lage des Maximums und des Indifferenzpunktes der Gefühle theilweise schon in der ursprünglichen Beschaffenheit der Empfindung ihren Grund hat. Bei solchen Empfindungen, die sich mit wachsendem Reize sehr schnell ihrer Höhe nähern, wird nämlich von selbst der positive Theil der Gefühlscurve nahe an die Reizschwelle gedrängt. Dies scheint nun bei den meisten Organempfindungen der Fall zu sein, was wohl damit zusammenhängt, dass an den sensibeln Nerven der innern Organe Einrichtungen zur Auffassung genau abgestufter Eindrücke, wie sie in allen Sinneswerkzeugen, selbst am grössten Theil der äussern Haut durch die Tastkörper und Endkolben, getroffen sind, nicht vorkommen. Ausserdem ist aber auch die Bedeutung von Einfluss, welche die Empfindungen im entwickelten Bewusstsein erlangen. Solche Empfindungen nämlich, die, wie die Organempfindungen, nicht auf äussere Einwirkungen sondern auf eigene Zustände des empfindenden Subjectes bezogen werden, scheinen, namentlich bei längerer Dauer, leichter den Indifferenzpunkt zu überschreiten. Dies ist durch die innigere Beziehung jener Empfindungen zum Bewusstsein, auf die wir unten kommen werden, bedingt.

Unter den Schallempfindungen bieten vorzugsweise die Tonhöhen und Klangfarben Anlass zu mannigfachen Gefühlen. Aber wir finden uns hier ganz besonders in der Lage, dass wir für das sinnliche Gefühl selbst keinen Ausdruck besitzen, sondern höchstens zusammengesetzte Gemüthsbewegungen anzugeben wissen, in welche es zuweilen als elementarer Factor eingeht. Das mit der Tonhöhe verbundene Gefühl lässt nach den Gemüthslagen, denen es entspricht, nur eine sehr allgemeine Bestimmung zu. Tiefe Töne scheinen uns dem Ernst und der Würde, hohe Töne der Heiterkeit und dem Scherz einen Ausdruck zu geben, während die mittleren Höhen der Tonscala mehr einer gleichförmig angenehmen Stimmung entsprechen [1]). Unendlich mannigfaltiger sind schon die Gefühle, die sich

[1]) Deutlicher als unser tief und hoch enthalten die griechisch-lateinischen Benennungen βαρύ, grave und ὀξύ, acutum die Hinweisung auf diese Bedeutung der Töne.

an die Klangfarbe anschliessen. Aber wie die letztere auf eine Mehrheit von Tönen zurückgeführt werden kann, so scheint es möglich, auch das begleitende Gefühl aus jenen Grundcharakteren der Stimmung abzuleiten, welche der wechselnden Tonhöhe innewohnen. Diejenigen Klangfarben nämlich, bei denen der Grundton rein oder nur mit den nächsthöheren Obertönen verbunden ist, wie z. B. die von den Flötenpfeifen der Orgel hervorgebrachten Klänge, sind dem Ausdruck ernsterer Stimmungen angepasst, wogegen solche Klangfarben, welche auf dem starken Mitklingen hoher Obertöne beruhen, wie die Klänge der meisten Streich- und Blaseinstrumente, mehr den heiter oder leidenschaftlich angeregten Gemüthslagen entsprechen. Wo der durch die Klangfarbe hervorgerufene Gefühlston mit demjenigen in Widerspruch steht, welcher der Tonhöhe der Klänge verbunden ist, da können sich Gefühle von eigenthümlicher Färbung bilden, deren Wesen eben auf dem Contraste der Empfindungen beruht. Sie liegen jenen zwiespältigen Stimmungen zu Grunde, welche die Sprache in ihren äussersten Graden metaphorisch als Zerrissenheit des Gemüths bezeichnet, während ihre mässigeren Werthe die verschiedensten Färbungen melancholischer Stimmung darstellen. Diese Gefühle finden daher zuweilen in den Klangfarben der Streichinstrumente von geringer Tonhöhe ihren adäquaten Ausdruck. Ganz anders gestaltet sich unter denselben Bedingungen der Gefühlscharakter des Klangs, wenn dieser, wie bei den Blechinstrumenten, gleichzeitig eine bedeutende Stärke besitzt. Hier gewinnt der Klang den Charakter energischer Kraft. Wo der Grundton überwiegt, wie beim Horn, da erscheint dann diese Kraft durch Ernst gedämpft und kann, bei sinkender Klangstärke, selbst bis zur Schwermuth herabgedrückt werden. Zu seinem lautesten Ausdruck kommt jenes Kraftgefühl bei dem von hell schmetternden Obertönen begleiteten Schall der Trompete. Ernst mit gewaltiger Kraft gepaart klingt endlich in den Tonmassen der Posaune und des Fagotts an. Natürlich kann übrigens ein und derselbe Klang durch wechselnde Stärke mehr dem einen oder dem andern Gefühlston angepasst werden. Dabei kommt in Betracht, dass sich mit der Stärke immer auch etwas die Klangfarbe verändert, da bei wachsender Klangstärke die höheren Obertöne stärker mitklingen. Gehoben wird endlich die Wirkung durch die Verhältnisse der zeitlichen Dauer der Klänge. Der langsame Wechsel der letzteren gibt den ernsten und schwermüthigen, der schnelle den freudigen und gehobenen Stimmungen Ausdruck, daher die langsame Klangbewegung die Wirkung der tiefen, die rasche diejenige der hohen Tonlagen verstärkt. Diese Verbindung wird überdies durch die physiologischen Bedingungen der Tonauffassung begünstigt, indem langsame Tonschwingungen im Ohr nicht so rasch gedämpft werden als schnelle und desshalb eine

längere Nachdauer der Erregung zurücklassen, welche den schnellen Wechsel der Empfindungen erschwert[1]).

Der Charakter solcher Klänge, die von hohen Obertönen begleitet sind, gewinnt nicht selten dadurch eine eigenthümliche Beschaffenheit, dass einzelne dieser höheren Partialtöne mit einander Schwebungen bilden und so Dissonanz erzeugen. Wo auf diese Weise die Dissonanz nur einen Klang begleitet, dessen überwiegende Bestandtheile consonant sind, da fügt sie der sonstigen Wirkung die Eigenschaft einer gewissen Unruhe hinzu, welche in dem raschen Wechsel der dissonirenden Klangbestandtheile ihren unmittelbaren sinnlichen Grund hat. Diese Unruhe kann aber natürlich verschiedene Färbungen annehmen, die sich nach der sonstigen Natur des Klanges richten. Hat dieser einen sanfteren Charakter, so liegt in der Dissonanz der höheren Partialtöne das sinnliche Element einer melancholisch-zerrissenen Gemüthsstimmung; starken Klängen theilt sich dagegen die Stimmung ungeduldiger Energie mit. Derselbe Charakter der Unruhe gelangt zur vorherrschenden Wirkung bei dissonanten Zusammenklängen, bei welchen jene wechselseitige Störung, die im vorigen Fall nur einzelne Partialklänge betroffen hat, über eine ganze Klangmasse sich ausdehnt. Wenn solche unruhige Stimmungen möglichst stark ausgedrückt werden sollen, so bedient sich daher die harmonische Musik dissonanter Zusammenklänge. Dabei verlangt die melancholische Stimmung, wie überhaupt eine getragenere Tonbewegung, so auch langsamere Schwebungen, während den energischeren Gemüthsbewegungen, die durch rasch bewegliche Klangmassen musikalisch geschildert werden, die scharfe, geräuschähnliche Dissonanz mehr entspricht. Aber da alle ästhetische Wirkung der Befriedigung zustrebt, so verlangt die Dissonanz in allen Fällen eine Auflösung in consonante Zusammenklänge, welche in harmonischen Verhältnissen stehen. Doch ist die Harmonie, wie schon früher[2]) angedeutet wurde, mehr als eine bloss aufgehobene Dissonanz, indem sie als positives Erforderniss das Zusammentönen verwandter Klänge voraussetzt. Die Harmonie gehört daher dem eigentlichen Gebiet der ästhetischen Gefühle an, während die Dissonanz ein rein sinnliches Gefühl ist, das aber, wie alle sinnlichen Gefühle der höheren Sinne, zum Element ästhetischer Wirkung werden kann[3]).

Gewisse musikalische Instrumente erlangen durch bestimmte Obertöne hauptsächlich ihre charakteristische Klangfarbe. So scheint der eigenthümlich näselnde Ton der Viola und Clarinette davon herzurühren, dass wegen der Dimensionen

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 223.
2) Seite 405.
3) Ueber die Ursachen des Harmoniegefühls vgl. Cap. XII und XIV.

der Resonanzräume oder Ansatzröhren, in welchen die Luft schwingt, die ungeradzahligen Obertöne vorzugsweise stark sind. Bei den Saiteninstrumenten steht es zum Theil in der Willkür des Spielenden, welche Obertöne er stärker will anklingen lassen, da dies von der Stelle abhängt, an welcher die Saite angeschlagen oder gestrichen wird[1]. Werden durch die Art des Anschlags nur die geradzahligen Obertöne hervorgehoben, so entsteht eine eigenthümlich leere und klimpernde Klangfarbe. Beiden Arten von Klängen, denen mit ungeradzahligen wie denen mit geradzahligen Obertönen, scheint etwas zu fehlen, wenn man sie mit dem vollen, abgerundeten Klang solcher Instrumente vergleicht, die, wie z. B. die Zungenpfeifen der Orgel, alle Obertöne in mit ihrer Höhe abnehmender Stärke hervorbringen, daher auch solche in ihrer Klangfarbe einseitige Instrumente hauptsächlich in der Orchestermusik zur Anwendung kommen, wo sie in begleitenden Klängen anderer Färbung ihre Ergänzung finden. Nicht minder ungenügend erscheint uns die Wirkung jener musikalischen Klänge, denen alle Obertöne fehlen, die also dem reinen Ton sich annähern, wie dies z. B. bei den Klängen der Labialpfeifen der Orgel und der Flöte der Fall ist[2]. Solche Klänge eignen sich zwar durch ihre gleichmässige Ruhe mehr als alle andern zur sinnlichen Grundlage einfacher Schönheit, aber es fehlt ihnen durchaus die Mannigfaltigkeit des Ausdrucks, die eine wesentliche Bedingung ästhetischer Wirkung ist. Die ruhige Befriedigung des einfach Schönen kommt da erst zur vollen Geltung, wo sich solche aus dem Widerstreit mannigfacher Gemüthsbewegungen entwickelt. Hierin liegt wohl das Geheimniss der Thatsache, dass bei allen Instrumenten mit scharf ausgesprochener Klangfarbe das Solospiel seinen grössten Erfolg dann erringt, wenn es ihm gelingt die Klangfarbe fast ganz zu überwinden, indem es dem widerstrebenden Werkzeug die Reinheit des einfachen Tons entlockt. Aber der Zauber des Spiels verschwindet sogleich, wenn, wie bei der Flöte, das Instrument von selbst und in unveränderlicher Weise die einfachen Töne hervorbringt. Die Alten scheinen in dieser Beziehung

1) Wird z. B. eine Saite an der Stelle angeschlagen, wo ihr erstes Drittel in das zweite übergeht, so kann sich an dieser kein Schwingungsknoten bilden, es fällt daher der zweite Oberton, der je 3 Schwingungen auf eine des Grundtons hat, hinweg, und ebenso werden die höheren ungeradzahligen Obertöne schwächer. Wird die Saite dagegen in ihrer Mitte angeschlagen, so fällt der erste Oberton, die Octave des Grundtons, hinweg, und die geradzahligen Obertöne werden geschwächt. Wird die Saite nahe der Mitte angeschlagen, so klingen vorzugsweise die tiefsten Partialtöne mit; wird die Anschlagsstelle möglichst an das Ende verlegt, so werden dadurch die hohen verstärkt. Bei den Streichinstrumenten sind darum die tiefen Partialtöne stärker, wenn man nahe dem Griffbrett, die hohen, wenn man nahe dem Stege streicht. Da im letzteren Fall zugleich die Klangstärke grösser ist, so wird im allgemeinen für das Piano die erste, für das Forte die zweite Art des Bogensatzes gewählt. Desshalb sind beim Forte der Violine die hohen Obertöne verhältnissmässig viel stärker, das Piano nähert sich mehr dem einfachen Ton ohne Klangfarbe. Am Clavier ist die Anschlagsstelle des Hammers so gewählt, dass der siebente Partialton (oder sechste Oberton) hinwegfällt; ausserdem sind bei diesem Instrument die tiefen Noten von stärkeren Obertönen begleitet als die hohen, weil bei den letzteren die Anschlagsstelle des Hammers im Verhältniss zur ganzen Saitenlänge nicht so nahe an das Ende fällt. Bei den Streichinstrumenten ist die Stärke der Partialtöne endlich noch wesentlich von der Resonanz des Kastens abhängig, dessen Eigenton einem der tieferen Töne des Instruments entspricht. (Vgl. Zamminer, Die Musik und die musikalischen Instrumente. Giessen 1855, S. 12, 36.) Bei den hohen Noten wird daher in diesem Fall hauptsächlich der Grundton durch die Resonanz verstärkt, bei den tiefsten Tönen werden mehr die Obertöne gehoben.

2) Helmholtz, Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 321.

anders gefühlt zu haben als die Neueren: ihnen, denen die Flöte das preiswürdigste Instrument schien, war auch hier das einfach Schöne für sich genug; wir verlangen, dass es sich erst aus dem Conflict widerstrebender Gefühle herausarbeitet; den Neueren gilt daher die Violine als die Königin der Instrumente. Bei ihr treffen alle Bedingungen zusammen, um sie zum Ausdrucksmittel der mannigfachsten Stimmungen zu befähigen: ein bedeutender Umfang der Tonhöhen, die grösste Abstufung der Klangstärke, verbunden mit der Möglichkeit den Ton langsam oder rasch sich erheben und senken zu lassen, endlich die verschiedensten Schattirungen der Klangfärbung je nach Ort und Art des Anstriches. Kein Instrument folgt so unmittelbar wie sie der Gemüthsbewegung des vollendeten Spielers. Nicht den kleinsten Theil an der Schätzung dieses Instrumentes hat aber die Schwierigkeit, ihren Saiten in vollkommener Reinheit den einfachen Ton zu entlocken, bei welchem unser Gefühl befriedigt zu ruhen strebt.

Der Gefühlston der Lichtempfindungen ist theils vom Farbenton theils von der Lichtstärke und Sättigung abhängig. Hiernach bilden die Qualitäten des Gefühls eine Mannigfaltigkeit, welche sich in einer durchaus dem System der Lichtempfindungen entsprechenden Weise nach drei Dimensionen erstreckt. Zunächst entsprechen daher den Polen des Weiss und Schwarz auf der Farbenkugel (Fig. 115, S. 429) entgegengesetzte sinnliche Gefühle, dem Schwarz der Ernst und die Würde, dem Weiss die heiteren, lebensfreudigen Stimmungen. Zwischen beiden schwebt das Grau als Ausdruck einer zweifelhaften Gemüthslage. Das sinnliche Gefühl, das an die reinen Farben sich knüpft, verschaffen wir uns am ebesten in vollkommen einfarbiger Beleuchtung, also z. B. beim Sehen durch farbige Gläser, wo, wie GOETHE treffend sagt, man gleichsam mit der Farbe identisch wird, indem sich Auge und Geist unisono stimmen [1]. Die Thatsache, dass die Farben eine in sich zurücklaufende Reihe bilden, spricht auch in dem Gefühlston derselben sich aus, indem die grössten Gegensätze des Gefühls auf den gegenüberliegenden Hälften des Farbenkreises sich finden, das Purpur aber und das ihm complementäre Grün unter den reinen Farben die Uebergänge zwischen beiden Gefühlsseiten vermitteln. Die Farbentöne von Roth bis Grün hat GOETHE als die Plus-Seite, diejenigen von Grün bis Violett als die Minus-Seite des Farbenrings bezeichnet, um damit anzudeuten, dass jenen ein erregender, diesen ein herabstimmender Gefühlston innewohne [2]. Da die Unterschiede des Gefühls allgemein mit den Unterschieden der Empfindungen zunehmen, so ist anzunehmen, dass sich auch hier diejenigen Farben am meisten unterscheiden werden, zwischen denen innerhalb des Farbenkreises die grösste Zahl von Abstufungen

1) GOETHE's Farbenlehre § 763. Werke letzter Hand Bd. 52, S. 311.

2) Farbenlehre 6. Abth. (Sinnlich-sittliche Wirkung der Farbe.) Werke letzter Hand Bd. 52, S. 309 f.

gelegen ist. Unter den Hauptfarben bieten offenbar, wie auch Goethe erkannt hat, **Gelb** und **Blau** den grössten Unterschied des Gefühls. Das zu Gelb complementäre Violett hat schon etwas von der aufregenden Stimmung des Roth an sich. Gelb wird daher von den Malern vorzugsweise als die warme, Blau als die kalte Farbe bezeichnet[1]. Das Grün hält auch nach seinem Gefühlston die Mitte zwischen Gelb und Blau: es ist die Farbe der ruhig heitern Stimmung, die wir desshalb am ehesten als dauernde Umgebung ertragen. Während so den drei mittleren Hauptfarben des Spektrums Gefühle entsprechen, welche die sinnlichen Grundlagen einfacher Gemüthsstimmungen, der einfachen Anregung und Beruhigung sowie des Gleichgewichts zwischen beiden, bilden, gehören die Endfarben den unruhigen, aufgeregteren Stimmungen an, wobei aber der allgemeine Charakter der Plus- und Minusseite erhalten bleibt. So ist das Roth die Farbe energischer Kraft. Bei grosser Lichtstärke wohnt ihm mehr als irgend einer andern ein aufregendes Gefühl inne, wie denn bekanntlich Thiere und Wilde durch eine blutrothe Farbe gereizt werden. Bei geringerer Lichtstärke dämpft sich sein Gefühlston zu Ernst und Würde herab, ein Charakter, den es noch vollständiger im Purpur annimmt, wo es zu den Farben der ruhigeren Stimmung, Violett oder Blau, übergeht. Das Violett endlich zeigt, entsprechend seiner gleichzeitigen Verwandtschaft zu Blau und Roth, einen Zug düsteren Ernstes und einer unruhig sehnenden Stimmung, der auch dem Indigblau schon theilweise zukommt.

Die Wirkung der reinen Farben kann nun in entgegengesetzter Weise modificirt werden, je nachdem entweder durch die Beimengung von Weiss ihre Sättigung abnimmt, oder aber in Folge der verminderten Lichtstärke sie sich dem Schwarz nähern. Beiden Veränderungen entsprechen Modificationen des Gefühls, die sich im allgemeinen als eine Combination der Wirkung des reinen Weiss und Schwarz mit derjenigen der betreffenden Farbe betrachten lassen. So wird die aufregende Wirkung des Roth durch verminderte Sättigung im Rosa zu einem Gefühl gemildert, das an den Affect aufgeregter Freude erinnert. In dem weisslichen Violett oder Lila hat sich der melancholische Ernst des dunkeln Violett zu einer sanften Schwermuth ermässigt, und im Himmelblau hat die kalte Ruhe des gesättigten Dunkelblau einer ruhigen Heiterkeit Platz gemacht. Nicht minder wird die erregende Stimmung des Gelb durch den Zusatz von Weiss zu dem ruhigeren Lustgefühl ermässigt, welches der Empfindung des Sonnen-

[1]) Um sich von der gegensätzlichen Wirkung beider Farben zu überzeugen, hat schon Goethe die Betrachtung einer Winterlandschaft abwechselnd durch ein gelbes und durch ein blaues Glas empfohlen. Dass übrigens hierbei neben der unmittelbaren Wirkung der Farben zweifelsohne auch Associationen wirksam sind, werden wir unten erörtern.

lichtes entspricht, und das Grün verliert durch verminderte Sättigung von seinem ausgleichenden Charakter, indem sich etwas von der erregenden Wirkung des Hellen ihm beimengt. Dagegen nehmen alle Farben, die an und für sich einen ernsten Charakter tragen, wie Roth, Violett, Blau, und auch das Grün, insofern es durch seine Zwischenstellung zum Ausdruck einfachen Ernstes befähigt wird, mit verminderter Lichtintensität an Ernst des Ausdrucks immer mehr zu. Nur beim Gelb wirkt die Lichtabnahme vielmehr als ein Gegensatz zu der an und für sich dem weissen Lichte verwandten Stimmung der Farbe. So erhält denn das dunkle Gelb und das ihm gleichende spektrale Orange einen Ton gedämpfter Erregung, der, wenn die Lichtabnahme noch weiter geht, im Braun schliesslich einer völlig neutralen Stimmung weicht. Dies ist offenbar der Grund, wesshalb wir neben dem gesättigten Grün, der einzigen eigentlichen Farbe, der eine ähnlich neutrale Bedeutung zukommt, und dem Grau, das zwischen den entgegengesetzten Stimmungen von Weiss und Schwarz in der Mitte liegt, noch das Braun als Farbe derjenigen Gegenstände wählen, die uns fortwährend umgeben. Aber unter diesen dreien nimmt die Indifferenz der Stimmung zu mit dem Verlust des entschiedenen Farbencharakters. Das Grün, obgleich in der Mitte stehend zwischen dem erregenden Gelb und dem beruhigenden Blau, entbehrt darum doch nicht des Ausdrucks, sondern in ihm wird eben jenes Gleichgewicht des Gefühls zwischen Erregung und Ruhe selber zur Stimmung. Viel gleichgültiger ist schon das Braun, und völlig verloren gegangen ist endlich der Gefühlscharakter der Farbenwelt in dem Grau. Braun und Grau wählen wir daher als Farben unserer Kleidung, unserer Tapeten und Möbel, so recht eigentlich in der Absicht nichts damit auszudrücken.

Wenn mehrere Farben neben einander auf das Auge einwirken, so bestimmt der wechselseitige Einfluss, den sie auf einander ausüben, mit der Empfindung auch das sinnliche Gefühl [1]). Wird durch den Contrast eine Farbe gehoben, so muss damit der ihr beiwohnende Gefühlston ebenfalls verstärkt werden, und das entgegengesetzte tritt dann ein, wenn die Lichteindrücke durch Induction sich schwächen. Die beiden gegen einander um 180° gedrehten Farbenkreise in Fig. 116 (S. 442) veranschaulichen daher auch diese Seite der Farbenwirkung, indem die gegenseitige Hebung der Farben für die zusammentreffenden Complementärfarbenpaare am grössten ist und mit dem Lageunterschied der einander inducirenden Farben mehr und mehr sich vermindert. Gleichzeitig wirken aber hierbei die Farbenzusammenstellungen als solche; sie erzeugen ein Gefühl der Har-

1) Vgl. die Contrasterscheinungen Cap. IX, S. 439 f.

monie oder Disharmonie, durch welches die den einzelnen Farben entsprechenden Gefühlstöne wesentlich modificirt werden[1]).

Die Gefühle, welche sich an die Schall- und Lichtempfindungen knüpfen, bewegen sich zwischen Gegensätzen, wie alle Gefühle. Aber die einander entgegengesetzten Zustände können hier nicht mehr, wie bei den niedrigeren Sinnesempfindungen, einfach als Lust und Unlust bezeichnet werden. Wenn durch tiefe Töne Ernst und Würde, durch hohe Frohsinn und heiteres Spiel ausgedrückt werden, wenn dem Roth und Gelb ein aufregender, dem Blau ein beruhigender Gefühlston innewohnt, so sind dies Gegensätze, die sich den Begriffen Lust und Unlust kaum mehr unterordnen lassen. Allerdings fehlt der Schall- und Lichtempfindung auch dieser Gegensatz nicht, aber er wird einzig und allein durch die Intensität der Empfindung bestimmt. Jeder Ton und jede Farbe, welche Qualität auch mit ihnen verbunden sei, erregen, sobald sie eine gewisse Stärke erreichen, ein Unlustgefühl, und haben bei einer mässigen Intensität und innerhalb bestimmter Grenzen der Dauer des Eindrucks eine einfache Lustempfindung zur Folge. Die letztere ist aber allerdings gerade bei diesen höheren Sinnen meistens sehr undeutlich, weil sie von den andern an die Qualität geknüpften Gefühlen zurückgedrängt wird. Nun haben wir oben gesehen, dass auch bei den übrigen Sinnesempfindungen das Lust- und Unlustgefühl durchaus an die Stärke der Empfindung gebunden ist. Die Tast- und Gemeinempfindungen sind überhaupt von qualitativ einförmiger Beschaffenheit; es ist daher begreiflich, dass bei ihnen auch die nähere qualitative Bestimmtheit der Gefühle gegen die von der Intensität abhängige Lust- oder Unluststimmung zurücktritt. Dazu kommt, dass diese Richtung der Gemeingefühle durch den Einfluss des Selbstbewusstseins auf dieselben begünstigt wird, wie wir unten noch sehen werden. Das nämliche gilt im wesentlichen vom Geruchs- und Geschmackssinn, welche zwar, entsprechend der grösseren Mannigfaltigkeit ihrer Qualitäten, verschiedenartige Gefühlsfärbungen zulassen, wobei aber diese wegen der subjectiven Beziehung der Empfindungen durchweg den Kategorieen der Lust- und Unlust sich unterordnen. Bei den Tönen und Farben erst wird der an die Qualität geknüpfte Gefühlston fast vollkommen selbständig. Nur eine schwache Beziehung bleibt noch darin erhalten, dass der ernste Charakter, wie er den tiefen Klängen und dem Schwarz innewohnt, mehr an ein Unlustgefühl, der erregende, der den hohen Klängen und dem Weiss zukommt, an ein Lustgefühl anklingt. Es scheint, dass eine solche Beziehung für eine ur-

---

1) Vgl. Cap. XIV.

sprünglichere Stufe der Sinnlichkeit noch lebendiger ist als für unser entwickeltes Bewusstsein, da bei Kindern und Wilden das Gefühl für Hell und Dunkel, für hohe und tiefe Töne weit mehr in den unmittelbaren Formen der Lust und Unlust sich äussert. Der Umstand aber, dass die Gefühlsqualitäten dieser höheren Sinne sich fast vollständig von den Gegensätzen der sinnlichen Lust und Unlust befreien, macht sie gerade geeignet zu Elementen der ästhetischen Wirkung zu werden. Denn die letztere kann mit einem entschiedenen Gefühl sinnlicher Unlust sich schlechterdings nicht vertragen, sondern verlangt als elementare Factoren Gefühle, welche sich in den mannigfachsten Abstufungen zwischen Gegensätzen bewegen, die in dem allgemeinen Rahmen einfacher sinnlicher Lust noch eingeschlossen sind oder doch nur ausnahmsweise, um durch gewisse Contraste die Wirkung zu verstärken, aus demselben heraustreten. Es ist nun aber höchst bemerkenswerth, dass auch solche an gewisse Sinnesqualitäten gebundene Gefühlsformen, die den Begriffen der Lust und Unlust nicht einfach unterzuordnen sind, sich immerhin zwischen Gegensätzen bewegen. Dies beweist, dass der Gegensatz mit seiner Vermittlung durch eine Indifferenzlage gleichgültiger Stimmung ein dem Gefühl wesentlich zukommendes Attribut ist. Lust und Unlust sind, wie es scheint, nur die von der Intensität der Empfindung herrührenden Bestimmungen, während an die Qualitäten Gegensätze anderer Art geknüpft sind, welche zwar zuweilen in eine gewisse Analogie mit Lust und Unlust sich bringen lassen, an sich aber doch von diesen letzteren nicht berührt werden.

Genauere Rechenschaft geben kann man natürlich über die Natur dieser Gegensätze nur, wo die Einordnung der Sinnesqualitäten in ein Continuum gelingt, also bei den Schall- und Lichtempfindungen. Bei beiden verhalten sich die Gefühlsgegensätze wesentlich verschieden. In der Tonreihe, die nur eine Dimension besitzt, ist auch nur ein Gegensatz mit einer Vermittlung möglich: der Gegensatz der tiefen und hohen Töne mit ihrem Gefühlscontrast des Ernstes und der Heiterkeit, zwischen ihnen die mittleren Tonhöhen als Vertreter der einfach gleichmüthigen Stimmung. Wesentlich erweitert wird aber der Gefühlsumfang der Schallempfindungen durch den Klang, in welchem sich eine abgestufte Mannigfaltigkeit einfacher Töne zu einem einzigen Eindruck verbindet. Da der Klang aus Tönen besteht, so muss auch die Gefühlsfärbung, die ihm beiwohnt, in die einfachen Gefühlsformen der Töne aufzulösen sein. Aber das Neue der Klangwirkung liegt darin, dass in ihm nicht bloss die Stimmung, die mit dem Tone verbunden ist, dadurch gehoben werden kann, dass nur die tieferen Obertöne sich zum Grundton hinzugesellen, sondern dass ausserdem neue Gefühle entstehen, indem namentlich bei der Verbindung hoher Obertöne mit tiefen Grundtönen contrastirende Elementargefühle sich zu eigenthümlichen Stimmungen vereinigen können. So entsteht eine Reihe sich durchkreuzender Gegensätze, welche das in Fig. 122 dargestellte Schema anzudeuten sucht. Jedem dieser Ton- und Klanggegensätze entsprechen Contraste des Gefühls, die

allmälig durch vermittelnde Zwischenstufen einem Indifferenzpunkt sich nähern, durch welchen sie in einander übergehen. Den tiefen Tönen und Klangfarben zur linken Seite entsprechen die ernsten, den hohen zur rechten die heiteren Stimmungen; bei grösserer Klangstärke sind alle Stimmungen mit einem gehobenen, energischen, bei geringerer Klangstärke mit einem gedämpften, sanften Gefühlston verbunden. Da zwischen den hier herausgegriffenen Strahlen alle möglichen Uebergänge sich denken lassen, so kann man sich vorstellen, alle durch die Klangfarbe bestimmten Gefühlstöne seien in einer Ebene angeordnet, deren eine Dimension, dem Continuum der einfachen Töne entsprechend, die

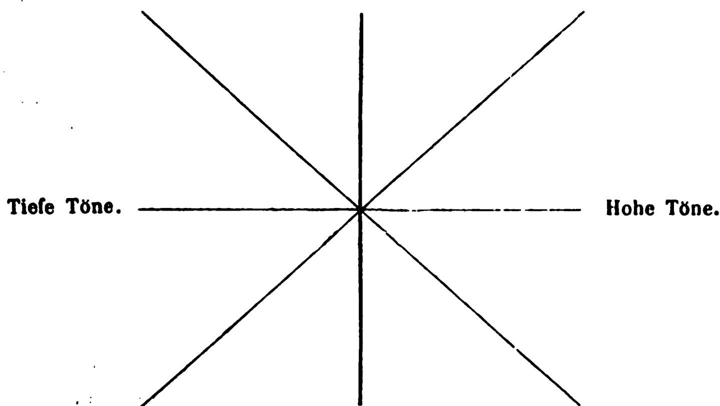


Fig. 122.

Contraste von Ernst und Heiterkeit mit ihren Uebergangsstufen enthalte, während die zweite, welche die Stärke der Theiltöne abmisst, die Gegensätze des Energischen und Sanften vermittelt. Mit diesen vier Ausdrücken möchten in der That die vier Elementargegensätze musikalischer Wirkung, so weit sie in Worten sich angeben lassen, bezeichnet sein.

Die Reihe der einfachen Farben unterscheidet sich von der Tonreihe wesentlich dadurch, dass sie, wie die Farbenempfindungen eine in sich zurückkehrende Linie bilden, so auch zwei Uebergänge des Gefühlstones enthält, obzwar bei den Farben selbst, wie bei den Tönen, nur ein einziger Gegensatz der Stimmung existirt, der einerseits im Gelb, andererseits im Blau am stärksten ausgeprägt zu sein scheint. Dieser Gegensatz ist der der Lebhaftigkeit und der Ruhe. Es ist eigenthümlich, dass wir uns gerade bei den Farben, bei denen doch die Bewegung oder zeitliche Dauer nicht in der Weise wie bei den Tönen für das Gefühl mitbestimmend wird, zu diesen von der Bewegung entliehenen Bezeichnungen gedrängt sehen. Zwischen dem Gelb und dem Blau gibt es aber zwei Uebergänge: der eine durch das Grün, der andere durch die

röthlichen Farbentöne, das eigentliche Roth, Purpur und Violett. Beide Uebergänge haben nun eine sehr verschiedene Bedeutung für das Gefühl. In dem Roth und den ihm verwandten Farben ist die Bewegung des Gelb und die Ruhe des Blau zu einem zwischen Bewegung und Ruhe hin- und herwogenden Zustand der Unruhe geworden. Diese Vermittlung durch den Zwiespalt ist am deutlichsten in den blaurothen Farbentönen, wie im Violett, repräsentirt. Das Grün dagegen drückt ein wirkliches Gleichgewicht aus. Im Vergleich mit dem erstarrenden Blau und dem erregenden Gelb verbreitet es ein befriedigendes Ruhegefühl. Für den Gefühlston hat also der doppelte Uebergang der Farbenreihe seine Bedeutung darin, dass der eine, der durch die Mischfarbe des Purpur, die Gegensätze zu einem dissonirenden Gefühle mischt, der andere, der durch das einfache Grün, sie in ein harmonisches Gleichgewicht setzt. So hat auch diese doppelte Ausgleichung in einer allgemeinen Eigenthümlichkeit des Gefühls ihren Grund, die schon bei der Klangwirkung, wenngleich hier in anderer Weise, zur Geltung kommt: nämlich in der Existenz zwiespältiger oder dissonirender Gefühle. Zwischen je zwei Gegensätzen des Gefühls gibt es einen Indifferenzpunkt der Gleichgültigkeit; gewissen Gemüthszuständen ist es aber eigen, dass in ihnen das Gefühl fortwährend zwischen jenen beiden Gegensätzen hin- und herschwankt. Das ruhige Beharren auf dem Indifferenzpunkt ist ein stabiles, das unruhige Oscilliren zwischen beiden Lagen ein labiles Gleichgewicht des Gemüths. Es gibt vielleicht keine zwei Gefühlsgegensätze, zwischen denen nicht solche Zustände des labilen Gleichgewichts vorkommen. Aber hauptsächlich sind die Zustände dieser Art an solche Empfindungen gebunden, welche die Bedingungen zu einem Contrast des Gefühls unmittelbar in sich tragen. So geben unter den Klängen vorzugsweise jene einer zwiespältigen Stimmung Ausdruck, deren eigenthümliche Klangfarbe auf dem Nebeneinander tiefer Grundtöne und hoher Obertöne beruht. Aehnlich verhält es sich mit den Farbeneindrücken. Während das reine Grün die Farben, zwischen denen es den Uebergang bildet, in sich nicht mehr neben einander enthält, ist das Violett und der angrenzende Theil des Purpur deutlich aus Blau und Roth, also aus Farben von contrastirendem Gefühlston, gemischt. Bringen wir hiernach die einfachen Farben mit den einfachen Tönen in Parallele, so begegnet uns in Bezug auf den ihnen beiwohnenden Gefühlston der nämliche Unterschied, der sich in der reinen Qualität der Empfindungen darstellte. Zwar existirt bei den Farben, wie bei den Tönen, nur ein einziges Gegensatzpaar, aber da zwischen den Gliedern dieses Gegensatzes zwei Uebergänge möglich sind, einer, der den Gegensatz in einem einfachen Zwischengefühl aufhebt, und ein zweiter, der denselben durch ein contrastirendes Gefühl vermittelt, so kann die Reihe der einfachen Gefühle nicht mehr durch eine gerade Linie sondern nur durch eine geschlossene Curve dargestellt werden. Mit Rücksicht auf ihre Bedeutung als Uebergangsstimmungen wird aber hierbei dem Grün angemessener das Violett als das Purpur gegenüberzustellen sein, und es werden dem entsprechend Roth und Indigblau, Gelb und Blau einander gegenüber zu liegen kommen; das Purpur hat dann in dieser Stimmungscurve der Farbentöne nur die Bedeutung eines Roth, das wenig durch Violett modificirt ist. Um die verschiedene Weise des Uebergangs von der Plus- zur Minus-Seite anzudeuten, wählen wir wieder die Darstellung in einer dem Dreieck sich nähernden Figur: die gerade Grundlinie entspricht dem contrastirenden Uebergang durch Violett, der an Stelle der Spitze gelegene Bogen dem ruhigen

Uebergang durch Grün (Fig. 123). Denken wir uns die den verminderten Sättigungsgraden der Farben bis zum Weiss entsprechenden Gefühle ähnlich angeordnet, so bilden sie alle zusammen die von der Farbencurve umschlossene Ebene, in welcher der Punkt des Weiss die indifferente Stimmung bezeichnet, wie sie die einfache, weder durch besondere Stärke oder Schwäche des Lichts noch durch einen Farbenton modificirte Lichtempfindung hervorbringt. Rings herum liegen die matteren und darum durch kürzere Uebergänge vermittelten Gefühlstöne der weisslichen Farben. Aber zu den Stimmungen, welche die Farben und ihre Sättigungsgrade hervorbringen, kommen dann noch die an die Intensitätsgrade des Lichts sich knüpfenden Gefühle. Zwischen den Gegensätzen des Hellen und Dunkeln, zwischen denen sie sich bewegen, gibt es nur den einen Uebergang durch eine mittlere Helligkeit, welcher der indifferenten Stimmung entspricht. Hier also liegen die gegensätzlichen Gefühle an den Enden einer Geraden. So bietet sich auch für die Gefühlstöne der Farben die Construction in einem körperlichen Gebilde, an dem Hell und Dunkel die beiden Endpole bilden. Ein einfacher Uebergang des Gefühls durch einen einzigen Indifferenzpunkt findet nur für die nicht von Farbentönen begleitete Lichtempfindung statt, welche durch die Axe jenes körperlichen Gebildes dargestellt wird (vgl. Fig. 115 S. 429). Für jede Farbe gibt es also drei Uebergänge der Stimmung zu einer Farbe von entgegengesetztem Gefühlston: der harmonische durch das ruhige Grün, der contrastirende durch das zwiespältige Violett und der indifferente durch das gleichgültige Weiss. Zwischen den Gegensätzen der Helligkeit, dem ernsten Dunkel und dem heiteren Lichte, existirt dagegen nur der eine Uebergang durch das indifferente Weiss von mittlerer Helligkeit. Indem die Lichtstärke der Farben zu- oder abnehmen kann, können sie auch an diesen Gefühlstönen der Helligkeit Theil nehmen. Aber dabei vermindert sich in dem Masse als die Lichtstärke steigt oder sinkt der Umfang des innerhalb der Farbenreihe möglichen Stimmungswechsels, der harmonische und der contrastirende Uebergang rücken immer näher zusammen, bis mit der Erreichung des dunkeln oder hellen Pols der Empfindung das Farbengefühl völlig erlischt. Während demnach in der Ton- und Klangwelt alle Gefühle sich zwischen geradlinig gegenüberliegenden Gegensätzen bewegen, so dass selbst contrastirende Gefühle nicht als Vermittelungen sondern immer nur an einem Ende eines Gegensatzes zu finden sind [1], bilden bei den Lichtempfindungen nur das Helle und Dunkle ähnlich gegenüberstehende Pole, welche dem Gegensatz der hohen und tiefen Töne auch insofern analog sind, als sie ungefähr ähnliche Stimmungen, das Ernste und Heitere, ausdrücken. Für das Gefühl entsprechen also die Gegensätze der Intensität des

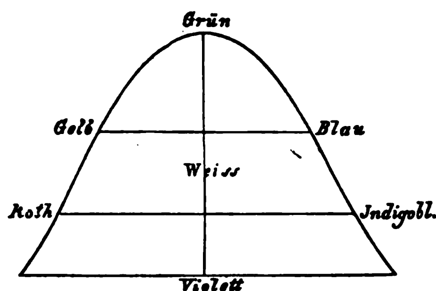


Fig. 123.

[1] Rechts unten in Fig. 122, bei den Klängen mit hohen Obertönen und von geringer Klangstärke.

farblosen Lichtes dem Gegensatze der Tonhöhen; dagegen werden Stimmungen, die den Klangfarben einigermassen analog sind, vielmehr durch die einfachen Farben ausgedrückt, wie dies die Namen Klangfarbe und Farbenton im Grunde schon andeuten. Auch darin besteht eine gewisse Analogie, dass man sich die Gefühlstöne der Klangfarben wie die der Farben und ihrer Sättigungsgrade in einer Ebene dargestellt denken kann, in deren Mitte irgendwo ein Indifferenzpunkt gleichgültiger oder neutraler Stimmung liegt, während sich nach der Peripherie hin die grössten Gegensätze des Gefühls befinden. Aber die einfachen Töne bilden hier nicht, wie das Hell und Dunkel, eine neue Dimension, die erst zur Klangfläche hinzutritt, sondern die Hauptaxe der letzteren. Denn der einfache Ton ist jener Klang, der durch die grösste Tiefe begleitender Obertöne sich auszeichnet, ein Grenzfall, der erreicht ist, wenn die Obertöne überhaupt verschwinden. Ferner kommt die Intensität des Klangs für die Gefühlsbedeutung desselben unmittelbar in Betracht. Sie bestimmt die eine Richtung des Gefühls ebenso wie die Beschaffenheit der Theiltöne die andere. Stärke und Schwäche des Klangs, Tiefe und Höhe des Tons bedingen zunächst zwei Hauptpaare des Gegensatzes, die sich zu vier erweitern, wenn man die Hauptunterschiede der Klangfärbung, die Verbindung mit tiefen oder mit hohen Obertönen, in doppelter Lage hinzunimmt (Fig. 122). Denkt man sich die äussersten Punkte dieser Gegensätze durch eine geschlossene Curve vereinigt, so ist von jedem Punkt derselben, ähnlich wie von jedem Punkt der Farbencurve, ein dreifaches Fortschreiten möglich, vor- und rückwärts in der Peripherie der Klangcurve und gegen die gleichgültige Mitte hin. Die Stelle der contrastirenden Gefühle liegt aber bei denjenigen Klängen, die hohe und mässig hohe Obertöne mit geringer Klangstärke verbinden. Dies hat darin seinen Grund, dass sich bei geringer Klangstärke die den entgegengesetzten Enden der Tonreihe zugehörigen Theiltöne des Klangs deutlicher von einander sondern, und dass ausserdem bei starken Klängen gleichsam die Unschlüssigkeit des Contrastes durch die Kraft des Gefühlstones überwunden wird. Uebrigens hat diese Darstellung der Klanggefühle, wie nicht übersehen werden darf, in höherem Grade eine bloss symbolische Bedeutung als die Darstellung der Farbengefühle, weil sich die letztere unmittelbarer an das System der Empfindungen anschliesst. Auch lassen solche Analogieen des Gefühls natürlich nicht die geringsten Schlüsse über die physiologische oder gar die physikalische Natur der Farben und Klänge zu. Doch lag der Aristotelischen, von Goethe wieder erneuerten Farbenlehre, wonach die Farben aus der Vermischung von Hell und Dunkel in verschiedenen Verhältnissen entstehen sollen, wohl neben anderem auch eine derartige Verwechselung zu Grunde. Für unser Gefühl ist in der That Hell und Dunkel das Einfachere, die Farbe das Zusammengesetztere, denn die Gefühle, welche die letztere wachruft, zeigen mannigfachere Uebergänge zu Gefühlen von entgegengesetzter Beschaffenheit. Aber dies rührt eben von der eigenthümlichen Form des Farbencontinuums her, aus welcher jener dreifache Uebergang der Farbenstimmung unmittelbar sich ergibt. (Vgl. S. 433 f.)

3. Abhängigkeit des sinnlichen Gefühls vom Gesammtzustand des Bewusstseins.

Der Einfluss, welchen der gesammte Zustand des Bewusstseins auf den Gefühlston der Empfindung ausübt, kommt hauptsächlich in vier Beziehungen zur Geltung: 1) in der Abhängigkeit der Gefühle von der zeitlichen Dauer der Empfindungen, 2) in dem Bedingtsein zahlreicher Gefühle durch die Reproduction früherer Vorstellungen, 3) in der ebenfalls durch die Reproductionsgesetze vermittelten wechselseitigen Beziehung der Gefühlsbetonungen verschiedenartiger Empfindungen, und endlich 4) in der Wirkung, welche die Entwicklung derjenigen Vorstellungen, die sich auf unser Selbstbewusstsein beziehen, auf die Stärke und Richtung zahlreicher sinnlicher Gefühle äussert.

Die zeitliche Dauer der Empfindungen ist für den Gefühlston derselben von wesentlicher Bedeutung. Jede Empfindung, welche durch starke Reize verursacht ist, verliert bei länger dauernder Einwirkung der letzteren an Intensität und qualitativer Bestimmtheit. Anderseits können mässige Reize, wenn sie einige Zeit andauern, eine Summation ihrer Wirkungen hervorbringen. Hierin liegt es begründet, dass sich das Gefühl niemals eine längere Zeit hindurch auf constanter Höhe erhält, sondern bei gleich erhaltenen Reizen zwischen seinen beiden Gegensätzen hin- und herbewegt. Lange dauernder Schmerz nähert sich, indem die Reizempfänglichkeit allmälig abgestumpft wird, dem Indifferenzpunkt, und eine mit Lustgefühl verbundene Empfindung kann, indem bei wiederholter Reizung die Empfindlichkeit wächst, schliesslich in ein Unlustgefühl umschlagen. Zu diesen in der allgemeinen Abhängigkeit der Empfindung vom Reiz begründeten Ursachen tritt noch eine weitere hinzu, die in dem Wesen des Gefühls selber liegt. Es gibt kein Gefühl, dem nicht ein contrastirendes Gefühl gegenüberstände. Jedes Gefühl wird aber durch sein Gegengefühl in seiner eigenen Stärke gehoben und sinkt gegen den Indifferenzpunkt herab, wenn das Bewusstsein des contrastirenden Zustandes undeutlicher wird. Daher das so viel frischere Lustgefühl, das der Reconvalescent durch seine normalen Gemeinempfindungen erhält, im Vergleich mit dem dauernd Gesunden, welchem erst allerlei kleine Schmerzen die Lust des Daseins ins Gedächtniss rufen müssen. Daher das eminente Lustgefühl, das an die verschiedensten Formen des Spiels, vom einfachsten Hazardspiel der Würfel bis hinauf zur dramatischen Kunstform gebunden ist[1]). Denn in dem Spiel wechseln am schnellsten Hoffnung und Freude, Schmerz und Befriedigung.

1) Vgl. Kant's Anthropologie, Werke Bd. 7, 2. S. 146.

Ferner wird der Gefühlston, welcher der einfachen Empfindung vermöge ihrer intensiven und qualitativen Beschaffenheit innewohnt, beeinflusst durch ihre Association mit geläufigen Vorstellungen, welche die nämlichen oder ähnliche Empfindungen enthalten. Schwerlich wird der Gefühlston einer Empfindung jemals ausschliesslich durch Association bestimmt. Um so häufiger wirkt dieselbe auf die in der reinen Empfindung gelegene Stimmung verstärkend und unter Umständen wohl auch modificirend ein. Es kann daher ausserordentlich schwer werden zu entscheiden, inwieweit ein Gefühl ursprünglich oder erst abgeleitet, nämlich durch Association hervorgerufen sei. Denn als abgeleitete Stimmungen sind die aus der Association hervorgehenden immer anzusehen. Die Association beruht auf der Verknüpfung der gegebenen Empfindungen mit ähnlichen, die als Bestandtheile gewisser Vorstellungen geläufig sind. Durch Association z. B. erinnert die grüne Farbe an Waldes- und Wiesengrün oder mahnt Glockengeläute und Orgelton an Kirchgang und Gottesdienst. Durch die Association heftet sich dann aber der reinen Empfindung etwas von dem Gefühlston an, welcher jene zusammengesetzten Vorstellungen begleitet. Wegen dieser Gebundenheit an die Vorstellung sind es auch vorzugsweise die höheren, zu einem reichen Vorstellungsleben entwickelten Sinne, bei denen die Associationen für den Gefühlston bestimmend werden. Es ist nun keinem Zweifel unterworfen, dass in dieser Weise die meisten unserer sinnlichen Gefühle, namentlich diejenigen, welche Elemente ästhetischer Wirkung bilden, ausserordentlich durch Associationen verstärkt werden. Wie Orgel- und Glockenklang an religiöse Feier, so mahnt uns die schmetternde Trompete an Kriegs- und Waffenlärm, der Schall des Hifthorns an Jagdgetümmel und Waldesfrische, die tiefen, langsamen Klänge eines Trauermarsches wecken die Vorstellung eines Leichenzuges. Schwarz ist fast bei allen Völkern die Farbe, in die sich der Leidtragende hüllt, in Purpur kleidet sich die königliche Pracht. Diese Associationen müssen daher an und für sich schon die Stimmungen ernster Trauer, imponirender Würde erwecken, ebenso wie die hochrothe Beleuchtung an Flammenschein, das Gelb an strahlenden Sonnenglanz, das satte Grün an die befriedigte Ruhe der grünen Natur erinnert. Trotzdem ist Association wahrscheinlich nirgends das eigentlich begründende Element des Gefühls, sondern sie kann das letztere nur in der ihm durch die ursprüngliche Natur der Empfindung einmal angewiesenen Richtung verstärken, unter Umständen ihm wohl auch eine speciellere Form und Richtung anweisen. Am deutlichsten erhellt dies in jenen Fällen, wo die Association selbst auf eine ursprüngliche Gefühlsbetonung der Empfindung zurückweist. Schwarz ist eben die Farbe der Trauer, die Orgel dient zum Ausdruck ernster Feier, weil den Empfindungen der entsprechende Cha-

rakter innewohnt. Die Sitte, an welche sich unsere Association knüpft, ist hier selbst nur durch das Gefühl gelenkt worden. Für unsere an Ursprünglichkeit des Gefühls etwas verarmte Entwicklungsstufe liegt vielleicht eine wichtige Auffrischung in solchen Associationen, die den Empfindungen nachträglich eine Stärke der Gefühlsbetonung verleihen, welche der Naturmensch in der eigenen Beschaffenheit der Empfindung schon gefunden hatte. In andern Fällen liegt eine innere Beziehung der Association zur ursprünglichen Bedeutung des Gefühls nicht so offen zu Tage, so z. B. wenn die Vorstellung der in ihrem satten Grün ruhenden Natur die ruhige Stimmung des Grün, die Erinnerung an den belebenden Sonnenschein den erregenden Gefühlston des Gelb verstärkt. Will man hier trotzdem, wie es, abgesehen von der unmittelbaren Farbenwirkung, schon die Analogie mit den übrigen Empfindungen fordert, eine ursprüngliche Gefühlsbetonung der Empfindung annehmen, so könnte man in dieser Verstärkung durch Association ein Beispiel merkwürdiger Harmonie zwischen unsern Empfindungen und der äussern Natur erkennen. In der That lässt sich gegen diese Auffassung im Grunde nichts einwenden. Nur wäre es ungerechtfertigt, eine solche Harmonie auf eine prästabilirte Ordnung ohne nähere Ursache zurückzuführen. Dass unser Sehorgan den äussern Lichteindrücken angepasst ist, und dass daher solche Farben, die auf die Dauer unser Auge ermüden, wie das Roth und Violett, nicht allverbreitet in der Natür vorkommen, hat zweifelsohne seine wohlbegründeten Ursachen. Wenn wir das menschliche Sehorgan als Product einer Entwicklung ansehen, bei der das Princip der Anpassung der Organismen an ihre Naturumgebung wirksam gewesen ist, so begreift es sich einigermassen, dass seine Reizempfänglichkeit theils für solche Wellenlängen, die aus allen möglichen andern gemischt sind, also weisses Licht, theils für solche, die ungefähr in der Mitte der sichtbaren Farben liegen, also namentlich Grün, am grössten geworden ist. Hiernach ist es überhaupt wahrscheinlich, dass der Gefühlston zu der physiologischen Reizbarkeit der Sinnesorgane in einer gewissen Beziehung steht. Grün und Weiss oder Grau bilden beide, wie wir gesehen haben, Uebergänge. Unter ihnen entspricht das Grün einem Gefühl des harmonischen Gleichgewichts zwischen entgegengesetzten Stimmungen, das Weiss oder Grau dem Indifferenzpunkt des Gefühls. Aehnlich sind die mittleren Tonhöhen, für welche die Reizbarkeit des Ohrs die günstigste ist, am weitesten von den Gegensätzen der Stimmung entfernt.

Neben den Associationen sind als eine weitere, in vieler Beziehung äusserst bedeutsame Verstärkung der Gefühle gewisse Beziehungen zwischen den Gefühlsbetonungen verschiedener Empfindungen wirksam, die wir als *Analogieen der Empfindung* bezeichnen können. Die Empfindungen disparater Sinne scheinen erfahrungsgemäss in bestimmten Verwandtschafts-

verhältnissen zu stehen. Dem liegt zwar fast immer zugleich eine Beziehung in den Verhältnissen der objectiven Sinnesreize zu Grunde. Aber bei der ursprünglichen Feststellung jener Analogieen der Empfindung ist eine Kenntniss der objectiven Reize nicht im geringsten wirksam, sondern wir vollführen dieselbe unmittelbar und ausschliesslich an der Hand der Empfindungen selber. So scheinen uns tiefe Töne den dunkeln Farben und dem Schwarz, hohe Töne den hellen Farben und dem Weiss angemessen. Der scharfe Klang, z. B. der Trompete, und die Farben der erregenden Reihe, Gelb oder Hellroth, entsprechen sich, ebenso anderseits die dumpfe Klangfarbe dem beruhigenden Blau. In der Unterscheidung kalter und warmer Farben, in den Ausdrücken »scharfer Klang«, »gesättigte Farbe« u. a. führen wir unwillkürlich ähnliche Vergleichungen zwischen den höheren und den niederen Sinnen aus. Alle diese Analogieen der Empfindung beruhen wahrscheinlich nur auf der Verwandtschaft der zu Grunde liegenden Gefühle. Der tiefe Ton als reine Empfindung betrachtet bietet mit der dunkeln Farbe keinerlei Beziehung dar; aber da beiden der gleiche ernste Gefühlston anhaftet, so übertragen wir dies auf die Empfindungen, die uns nun selber verwandt zu sein scheinen. Verstärkt werden diese durch das Gefühl vermittelten Beziehungen auch hier durch Associationen. Mit dem tiefen Orgelklang, der an sich einer feierlichen Stimmung entspricht, verbindet sich die Vorstellung des dunkeln Feiertagsgewandes, u. s. f. Ueberall wo man eine speciellere Verwandtschaft der Stimmung, als sie oben nach ihren allgemeinsten Richtungen angedeutet ist, zwischen Klängen und Farbentönen zu finden meint, dürfte sie wohl auf solchen Associationen beruhen, deren Richtung dann natürlich auch nach den Verhältnissen der individuellen psychischen Ausbildung einigermassen wechselt[1]).

Für die sinnliche Grundlage der ästhetischen Wirkung sind die Analogieen der Empfindung von der höchsten Bedeutung. Auf ihnen beruht die Möglichkeit mit Tönen zu malen und in Farben zu sprechen. Vor allem aber bieten sie durch die Vereinigung mehrerer Empfindungen von entsprechendem Gefühlston das wirksamste Mittel zur Verstärkung der Stimmung.

Schon vermöge dieser mannigfachen Beziehungen zur Dauer der Eindrücke, zur Reproduction und Association der Vorstellungen ist der Gefühlston ein in höherem Grade veränderlicher Bestandtheil der Empfindung als Intensität und Qualität. Zu den erwähnten Einflüssen kommt nun

---

1) Hierher gehören z. B. folgende Analogieen. Der helle Klang der Schalmeie soll an das frische heitere Gelb einer mit Dotterblumen übersäeten Wiese, der Flötenton an das sanfte Himmelblau lauer Sommernächte erinnern, u. s. w. Vgl. NAHLOWSKY, Das Gefühlsleben, S. 147. C. HERMANN, Aesthetische Farbenlehre. Leipzig 1876, S. 34 f.

aber noch als ein weiterer, der in vielen Fällen alle anderen zurückdrängt; die Rückwirkung, welche die Entwicklung des Selbstbewusstseins auf das Gefühl ausübt. Wir haben keinen Grund, anzunehmen, dass für den ursprünglichen Zustand des Bewusstseins zwischen den Empfindungen der verschiedenen Sinne irgend ein Unterschied existire, wodurch an und für sich bestimmten Empfindungen ein lebhafterer Gefühlston innewohnte als andern. Nachdem sich aber das Ich nebst dem ihm zugehörigen Körper von der Aussenwelt unterschieden hat, wird den Empfindungen der verschiedenen Sinnesgebiete ein sehr verschiedener Werth beigelegt, je nachdem sie auf von aussen einwirkende Reize oder aber auf solche Erregungen bezogen werden, die innerhalb des eigenen Körpers entstehen. Bei den ersteren, den Gesichts- und Gehörsempfindungen, nimmt, so lange sie von mässiger Stärke sind, auch der Gefühlston einen objectiveren Charakter an: die Stimmungen des eigenen Selbst werden in die äusseren Vorstellungen, deren Bestandtheile die Empfindungen bilden, hinüberversetzt, und auf diese Weise werden die Empfindungen zu Elementen der ästhetischen Wirkung. Unter beiden Sinnen ist aber das Gesicht wieder in eminenterem Grade objectiv als das Gehör, bei dem das Bewusstsein ebensowohl die Gefühlstöne auf äussere Vorstellungen beziehen als zum Ausdruck seiner eigenen inneren Zustände oder auch der Rückwirkung des Innern auf äussere Vorstellungen benutzen kann.

Diesen Empfindungen der objectiven Sinne stehen jene gegenüber, die, weil sie von inneren, in den Organen des Körpers durch physiologische oder pathologische Processe entstehenden Reizen herrühren, stets auf einen subjectiven Zustand hindeuten. Sie sind es, die das sogenannte Gemeingefühl zusammensetzen. Ihrer Qualität nach sind sie weit einförmiger als die Empfindungen der objectiven Sinne, so dass ihr Gefühlston sich nur zwischen den von der Stärke der Empfindungen abhängigen Gegensätzen der Lust und Unlust bewegt. Durch die unmittelbare Beziehung auf das eigene Selbst gewinnen aber diese Gefühle eine besondere Lebendigkeit. So hängt denn unser Wohl- oder Uebelbefinden, die Frische oder Schwerfälligkeit unserer Stimmung wesentlich von solchen subjectiven Empfindungen ab, an denen der Gefühlston von so überwiegender Bedeutung wird, dass wir was an ihnen reine Empfindung ist vollkommen zu übersehen pflegen. Eben desshalb hat man häufig eine specifische Verschiedenheit zwischen ihnen und den höheren Sinnesempfindungen angenommen, indem man hinwiederum an den letzteren den Gefühlston übersah und auf solche Weise die Gemeinempfindungen als sinnliche Gefühle den reinen Empfindungen gegenüberstellte. Aber jedem Gemeingefühl liegt eine Empfindung zu Grunde, an der, wenn man von der Beziehung

auf das Bewusstsein abstrahirt, ebenfalls lediglich Qualität und Intensität zu unterscheiden bleiben. Ausserdem gibt es Empfindungen, welche eine mittlere Stellung einnehmen, die Tast-, die Geruchs- und Geschmacksempfindungen. Bei ihnen ist der Reiz ein äusserer, und sie werden desshalb im allgemeinen auf äussere Vorstellungen bezogen. Aber gleichzeitig bedingt der Reiz eine so unmittelbare Affection des eigenen Körpers, dass der Gefühlston subjectiv bleibt, daher denn Tast-, Geruchs- und Geschmacksempfindungen zur Färbung unseres Gemeingefühls wesentlich beitragen. Von inneren Organen sind es besonders die Muskeln, deren Empfindungen bei der Contraction sowie bei der Ermüdung das Gemeingefühl mitbestimmen. Ihnen gesellen sich sehr schwache und darum meist unserer Aufmerksamkeit entgehende Empfindungen anderer innerer Organe bei. Sie drängen sich erst dann dem Bewusstsein auf, wenn sie zum Schmerze sich steigern oder demselben nahe kommen. Hier geben sich dann in den verschiedenen Färbungen des Schmerzes, dem brennenden der Schleimhäute, dem stechenden der serösen Membranen, dem bohrenden der Knochen u. s. w., Verschiedenheiten in der Empfindungsqualität der Organe zu erkennen, die aber alle vor dem hohen Unlustwerth des in seinen höchsten Graden immer mehr der Gleichheit sich nähernden Schmerzes zurücktreten. Sobald diese Steigerung der Empfindung zum Schmerze eintritt, erlischt dann auch bei den höheren Sinnen die Beziehung auf einen äusseren Gegenstand, indem sich die subjective Störung in den Vordergrund drängt. Der Schmerz aller Organe ist daher ein Bestandtheil des Gemeingefühls[1].

Alle jene Gefühle, welche zum Gemeingefühl vereinigt auf unsern eigenen Zustand bezogen werden, bilden in dem Selbstbewusstsein einen mehr oder minder deutlichen Hintergrund der Stimmung. Von ihnen hängt es hauptsächlich ab, ob Spannkraft, ruhige Sicherheit, oder ob Schlaffheit, unruhige Beweglichkeit in unserm geistigen Sein vorherrschen, und die durchschnittliche Bestimmtheit jener Gefühle bildet einen Hauptfactor für die Disposition der Temperamente. Man hat wegen dieser innigen Beziehung der Gemeingefühle zu unserm subjectiven Sein und Befinden die sinnlichen Gefühle überhaupt als die subjective Seite der Empfindungen aufgefasst und sie so der Intensität und Qualität als den objectiven Bestimmungen derselben gegenübergestellt[2]. Dieser Gegensatz kann aber unmöglich ein ursprünglicher sein, da das Selbstbewusstsein, welches erst jene Unterscheidung vollzieht, aller psychologischen Beobachtung zufolge ein Gewordenes ist. Man müsste also annehmen, das Gefühl sei ebenfalls

1 Vgl hierzu Cap. IX, S. 380.
2 George, Lehrbuch der Psychologie. Berlin 1854, S. 70.

nichts ursprüngliches sondern mit dem Selbstbewusstsein entstanden. Aber dem widerstreitet einerseits die Thatsache, dass Mensch und Thier in noch unentwickelten Zuständen unverkennbare lebhafte Gefühlsäusserungen wahrnehmen lassen, anderseits die Beobachtung, dass die Entwicklung des Selbstbewusstseins sogar wesentlich durch sinnliche Gefühle bestimmt und gefördert wird[1]).

4. Entstehung des sinnlichen Gefühls.

Während den beiden zuvor betrachteten Bestandtheilen der Empfindung, der Stärke und der qualitativen Beschaffenheit, bestimmte Eigenschaften des physischen Reizungsvorganges parallel gehen, lässt sich für den Gefühlston eine ähnliche objective Grundlage nicht unmittelbar auffinden. Die Folgerung liegt daher nahe, dass das Gefühl ein mehr secundärer Bestandtheil der Empfindung sei, der erst durch irgend welche Wirkungen entstehe, die den Empfindungen vermöge ihrer qualitativen und intensiven Beschaffenheit zukommen.

Diese Folgerung hat vor allem in zwei Anschauungen über das Wesen der Gefühle ihren Ausdruck gefunden, welche zugleich die hauptsächlichsten Gegensätze andeuten, zwischen denen sich die Theorie der Gefühle bewegt hat. Die eine dieser Anschauungen betrachtet die Gefühle als unmittelbare Affectionen der Seele durch die Empfindung; die andere sucht dieselben auf das wechselseitige Verhältniss der Empfindungen oder Vorstellungen zurückzuführen. Die erste Hypothese, die von Aristoteles bis auf Kant und die Neueren die meisten psychologischen Beobachter zu ihren Vertretern zählt, setzt an die Stelle des empirischen Begriffs des Bewusstseins den metaphysischen der Seele. Ueber Lust und Schmerz der Seele sagt uns aber unsere Erfahrung gar nichts. In dieser kennen wir nur Zustände unseres Bewusstseins, und so nehmen wir auch das sinnliche Gefühl als eine unmittelbare Affection des Bewusstseins durch die Empfindung wahr. Die zweite Auffassung ist ursprünglich aus verwickelteren Gefühlsformen, theils aus denen des ästhetischen Eindrucks, wo zunächst die Beobachtungen über die Harmonie und Disharmonie zusammenwirkender Töne auf sie geführt haben, theils aus den an die Bewegung der Vorstellungen gebundenen Gemüthsbewegungen abstrahirt worden. Nach ihr, welche hauptsächlich in Herbart und seiner Schule vertreten ist, resultiren die Gefühle überall aus einer Wechselwirkung der Vorstellungen. Die gegenseitige Hemmung der Vorstellungen

1) Siehe Abschnitt IV, Cap. XV.

begründet das Gefühl der Unlust, ihre gegenseitige Verbindung und Förderung das Gefühl der Lust. Eine solche Hypothese begegnet, abgesehen von den unerweisbaren Behauptungen, zu denen sie führt, der grossen Schwierigkeit, dass sie gerade die einfachste Form des Gefühls, das sinnliche Gefühl, unerklärt lässt. Wenn wir zugeben, dass eine für sich bestehende Empfindung schon von Gefühl begleitet sein kann, so lässt sich ein solches Gefühl nicht aus einer Wechselwirkung von Vorstellungen ableiten. Unmöglich können aber die sinnlichen Gefühle als Zustände betrachtet werden, die von den zusammengesetzteren Gemüthsbewegungen völlig verschieden wären [1]), da sie häufig die elementaren Factoren derselben abgeben. Wie ihnen, so wohnt allen Gefühlen die Eigenschaft bei, dass sie nicht bloss durch die Form, in der das innere Geschehen abläuft, sondern zunächst und hauptsächlich durch den besonderen Inhalt der einzelnen Empfindungen und Vorstellungen bestimmt werden.

Die beiden soeben angedeuteten Hypothesen treffen trotz ihrer Verschiedenheit auch darin zusammen, dass sie den dem sinnlichen Gefühl zu Grunde liegenden Vorgang durchaus trennen von der eigentlichen Empfindung. Wenn nun gleich diese Trennung in unserer subjectiven Deutung der Gefühle motivirt zu sein scheint, so ist doch nicht zu übersehen, dass Qualität und Stärke der Empfindung nicht minder als subjective Reactionen unseres Bewusstseins auf bestimmte Formen der äusseren Reize aufgefasst werden können. Wir dürften daher der Wahrheit näher kommen, wenn wir das Verhältniss vielmehr so auffassen, dass an jenem untrennbaren Ganzen, welches wir eine Empfindung von bestimmter Qualität, Stärke und Gefühlsfärbung nennen, die letztere denjenigen Bestandtheil darstellt, bei welchem wir zu einer Beziehung auf objective Verhältnisse der Reize nicht unmittelbar veranlasst sind.

Geben wir aber dem Verhältniss des Gefühlstons zu den andern Elementen der Empfindung diesen letzteren Ausdruck, so ist damit unmittelbar die Auffassung nahe gelegt, dass wir in ihm das Symptom eines centraleren Vorgangs zu sehen haben als in der Qualität und Stärke der Sinneserregung. In der That ist ja die Empfindung, so einfach sie uns erscheint, doch weder nach ihrer psychischen noch nach ihrer physischen Seite ein einfacher Process, sondern da wir über solche Empfindungen, die nicht appercipirt werden, schlechterdings gar nichts auszusagen vermögen, so bildet insbesondere der Act der Apperception einen untrennbaren Bestandtheil aller Empfindungen, die unserer psychologischen Untersuchung gegeben sind. So wird denn auch das sinnliche Gefühl in Bezug auf alle die Einflüsse, denen es unterworfen ist, unmittelbar verständlich,

1) Nahlowsky, Das Gefühlsleben. Leipzig 1862, S. 13 f.

wenn wir es betrachten als die **Reactionsweise der Apperceptionsthätigkeit auf die sinnliche Erregung.**

Zunächst erklären sich unter dieser Voraussetzung auf das einfachste die mannigfachen psychologischen Bedingungen, welche den Gefühlston der Empfindung bestimmen. Die Apperception ist, wie wir sehen werden, einerseits von den einwirkenden Reizen, anderseits aber von dem Gesammtzustand des Bewusstseins abhängig, wie er durch gegenwärtige Eindrücke und frühere Erlebnisse bestimmt ist. Die Apperception empfinden wir ferner unmittelbar als eine innere Thätigkeit, und es wird daher auch jene subjectivere Bedeutung, die wir dem Gefühlston beilegen, begreiflich. Diese innere Thätigkeit ist endlich durchaus identisch zu setzen mit der Wirksamkeit unseres Willens, und es wird so verständlich, dass schon unsere unmittelbare Auffassung der Gefühle geneigt ist, eine Beziehung zum Willen ihnen beizulegen. Wollen wir näher beschreiben, was wir denn bei Lust und Unlust in uns empfinden, so wissen wir dies nicht anschaulicher zu thun, als indem wir die Lust als ein Streben nach dem Gegenstande hin, die Unlust als ein Widerstreben gegen denselben bezeichnen. Nur darum aber fliessen in unserer Schilderung die Namen der Gefühle, der Triebe und Willensbestimmungen fortwährend in einander, weil diese Zustände in der Wirklichkeit immer verbunden sind und durch unsere psychologische Abstraction nur insofern getrennt werden, als die Apperception gegenüber den äusseren Eindrücken bald ein passiveres bald ein activeres Verhalten darbietet: im ersten Fall reden wir dann vorzugsweise von Gefühl, im zweiten von Trieb, Begehren oder Wollen [1]).

Mit der Beziehung zum Wollen steht zugleich die den Gefühlen und allen verwandten Zuständen gemeinsame Eigenschaft, dass sie sich zwischen Gegensätzen bewegen, in unmittelbarstem Zusammenhang. Bei entwickeltem Willen findet jener Gegensatz darin seinen Ausdruck, dass gewisse Empfindungen gewollt, andere nicht gewollt werden. Diesem Gegensatz von Wollen und Nichtwollen gehen aber nothwendig jene entgegengesetzten Erregungen der Apperceptionsthätigkeit voraus, die wir mit den Namen Lust und Unlust andeuten. Die Ausbildung dieser gegensätzlichen Zustände wird sich nur aus den Wirkungen erklären lassen, welche die Sinneseindrücke auf das Bewusstsein und dadurch zugleich auf die Apperceptionsthätigkeit ausüben. Am deutlichsten gestalten sich diese Wirkungen bei wechselnder Stärke der Eindrücke. Jedes Unlustgefühl, insbesondere der Schmerz, verdrängt andere Empfindungen aus dem Bewusstsein. Umgekehrt ist das Lustgefühl stets mit mässigen Empfindungen verbunden, welche andern Empfindungen nicht störend im Wege stehen, daher auch

1) Vgl. Abschnitt IV, Cap. XVIII.

leicht solche nach den Gesetzen der Reproduction in das Bewusstsein heben. Doch ist das Motiv zum Unlustgefühl offenbar ein unmittelbareres, wesshalb schon KANT sehr richtig bemerkt, dass jedem Vergnügen der Schmerz vorangehen müsse[1]). Das Schwarz als der Mangel des Lichts hemmt alle Lichtempfindungen. Die Stimmung, der es entspricht, ist daher dem Unlustgefühle verwandt. Bei den Klängen liegt hinwiederum die der ernsteren Stimmung zugewandte Wirkung der tiefen Töne wahrscheinlich in der bedeutenden Stärke, zu welcher bei ihnen die Erregung gesteigert werden kann. In der That legen wir den tiefen Tönen ihren Charakter des Ernstes und der Würde nur bei hinreichend imponirender Klangstärke bei; im entgegengesetzten Fall wird der Klang dumpf und erregt eine mehr zwiespältige Stimmung. Die Stärke des Klangs wirkt aber direct verdrängend und begründet so wieder eine unmittelbare Verwandtschaft mit der Unlustempfindung. Bei dissonirenden Zusammenklängen wird endlich die Auffassung der Klänge unmittelbar dadurch gestört, dass in Folge der Schwebungen die Töne sich wechselseitig fortwährend verdrängen. Es ist selbstverständlich, dass diese Erörterungen nur begreiflich machen sollen, wie in den Anfängen der Entwicklung des Bewusstseins die Wirkung der Empfindungen auf die Thätigkeit der Apperception zu entgegengesetzten Reactionsweisen der letzteren Anlass werden konnte. Dazu gewinnt aber nun bei der weiteren Ausbildung der Gefühle die immer grösser werdende Verselbständigung des Apperceptionsprocesses, deren Schilderung später (in Cap. XV) uns beschäftigen wird, eine wesentliche Bedeutung. Durch sie wird allmälig die unmittelbare Qualität und Stärke der Eindrücke, die anfänglich allein Lust und Unlust bestimmte, in ihrem Einfluss compensirt durch jene Momente, welche in der Entwicklung des Bewusstseins, also in vorangegangenen Lebenserfahrungen und in der individuellen Richtung des Selbstbewusstseins, ihre Quelle haben.

Die psychologische Beziehung des sinnlichen Gefühls zum Apperceptionsvorgang wird auch unsere Anschauungen über die physischen Grundlagen desselben bestimmen müssen. Während Intensität und Qualität der Empfindung unmittelbar von den Erregungsvorgängen in den Sinnescentren und erst an zweiter Stelle, insofern sie nach ihrem gegenseitigen Verhältnisse gemessen werden, von der in dem Gesetz der Beziehung ihren Ausdruck findenden Apperceptionsthätigkeit abhängig sind, kommt der Gefühlston überhaupt nur zu Stande, insofern wir die Empfindungen appercipiren, und er kann daher unmittelbar als die subjective oder psychische Seite jenes centraleren Vorganges angesehen werden, welcher zu der centralen Sinneserregung hinzukommen muss, wenn sich die Thätigkeit des

1) KANT's Anthropologie, Werke Bd. 7, 2. S. 145.

Bewusstseins ihr zuwenden soll. Die wandelbare Energie dieser Gefühlsreaction aber wird in physiologischer Hinsicht auf veränderliche Zustände des Apperceptionsorganes zurückzuführen sein, welche den wechselnden Zuständen der Reflexerregbarkeit in den niedrigeren Centralorganen einigermassen analog sind.

Diese Verhältnisse machen es sowohl psychologisch wie physiologisch begreiflich, dass das allgemeine Gesetz der Beziehung, welches die Auffassung der Intensität und Qualität der Empfindungen beherrscht, auch für die Gefühlsreaction gültig ist. Für die Gefühle ist dieses Gesetz sogar früher ausgesprochen worden als für jene andern Bestandtheile der Empfindung. DANIEL BERNOULLI hat es hier, freilich zunächst in seiner Anwendung auf zusammengesetztere Gefühle, als die »Mensura sortis« bezeichnet, und LAPLACE hat ihm im gleichen Sinne die Form eines Beziehungsgesetzes zwischen der »Fortune physique« und der »Fortune morale« gegeben[1]. Nach seiner allgemeineren Bedeutung lautet es: Die Intensität der Gefühlsreaction wächst proportional den relativen Zuwüchsen der Empfindungsreize[2]. Auch hier ist übrigens ersichtlich, dass das Gesetz nur innerhalb engerer Grenzen seine Geltung bewahren kann; insbesondere wird es diese verlieren, sobald die früher (S. 468) besprochenen Einflüsse der Reizstärke auf die Richtung des Gefühlstones sich geltend machen.

Die Lehre vom Gefühl hat stets eines der dunkelsten Capitel der Psychologie gebildet. Obgleich wir uns hier zunächst nur mit dem sinnlichen Gefühl beschäftigen, so hängen doch die Ansichten über das letztere so innig mit dem allgemeinen Begriff des Gefühls zusammen, dass es gerechtfertigt sein wird, an dieser Stelle die wichtigsten Hypothesen über die Natur der Gefühle kurz zu besprechen. Wir können im allgemeinen drei Hauptansichten unterscheiden, zwischen denen aber mannigfache Vermittelungen und Uebergänge vorkommen.

Nach der ersten ist das Gefühl eine besondere Bethätigung der Erkenntnisskraft. Diese Ansicht ist vielleicht die ursprünglichste. Der Aristotelische Vergleich der Lust und des Schmerzes mit Bejahung und Verneinung, die Versuche der Stoiker, den Affect auf den Glauben an ein zukünftiges oder gegenwärtiges Glück oder Uebel zurückzuführen, weisen auf sie hin. In der neueren Zeit hat dieselbe einerseits in dem Empirismus LOCKE's und seiner Nachfolger, anderseits in der LEIBNIZ'schen Philosophie ihre hauptsächlichste Vertretung ge-

---

1) D. BERNOULLI, Comment. Acad. scient. Petropolit. T. V, p. 177. LAPLACE, Théorie analytique des probabilités. Paris 1847, p. 187, 432. Vgl. auch FECHNER, Psychophysik. I, S. 236.

2) Schon BERNOULLI und LAPLACE geben dem Gesetz die logarithmische Form. Bezeichnen wir mit G die Gefühls-, mit R die Reizstärke, mit K und C Constanten, so ist innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Beziehungsgesetzes:

$$G = K \cdot log.\ R + C.$$

funden. Nach Locke[1]) sind Lust und Schmerz einfache Vorstellungen, welche sich auf die verschiedenen Zustände der Seele beziehen: die letztere ist z. B. freudig gestimmt, wenn sie weiss, dass der Besitz eines Gutes erreicht oder dessen baldige Erreichung gesichert ist, traurig, wenn sie an den Verlust eines Gutes denkt, u. s. w. Die englischen Psychologen, wie James Mill[2]), Herbert Spencer[3]), Alexander Bain[4]), unter denen namentlich der letztere eine von feiner Beobachtungsgabe zeugende Naturgeschichte der Gefühle, geliefert hat, vertreten im allgemeinen noch gegenwärtig den Locke'schen Standpunkt. Leibniz brachte das Gefühl mit seinen Versuchen den Begriff des unendlich Kleinen in die Philosophie einzuführen in Beziehung. Durch unendlich kleine Schmerzempfindungen, sagt er, geniessen wir den Vortheil des Uebels ohne seine Beschwerden: der fortwährende Sieg über dieselben verschafft uns endlich eine volle Lustempfindung; dieser Ursprung aus unendlich kleinen Vorstellungen erklärt es zugleich, dass Lust und Unlust zu den dunkeln Vorstellungen gehören[5]). An diese Gedanken hat offenbar auch Hegel angeknüpft, indem er das Gefühl eine dunkle Erkenntniss nannte[6]). In Wolff's scholastischem Lehrgebäude ging der originelle Ausdruck, welchen Leibniz der erkenntniss-theoretischen Auffassung des Gefühls gegeben hatte, wieder verloren. Die Lust wurde von Wolff einfach als die intuitive Erkenntniss irgend einer wahren oder eingebildeten Vollkommenheit, die Unlust als das Gegentheil davon definirt[7]), und hierauf war dann auch seine Begriffsbestimmung der Affecte gegründet[8]). Diese Vorstellungen blieben in der Wolff'schen Schule massgebend, bis Kant dem Gefühlsvermögen eine selbständige Stellung anwies, wodurch in den auf ihn gefolgten psychologischen Darstellungen diejenige Auffassung die herrschende wurde, die wir unten als die dritte werden kennen lernen. Nichtsdestoweniger beeinflusst die erkenntnisstheoretische Ansicht zum Theil auch noch die späteren Darstellungen. So liegt schon, wenn Kant selbst das Vergnügen ein Gefühl der Beförderung, den Schmerz das eines Hindernisses des Lebens nennt[9]), der Gedanke an eine dunkle Erkenntniss nahe, da wir eben von der Thatsache, ob das Leben gefördert oder gehemmt werde, nur durch Erkenntniss etwas wissen können, und deutlicher noch ist diese Wendung vollzogen, wenn z. B. Lotze die Kant'sche Definition so modificirt, dass er das Gefühl auf eine unbewusste Beurtheilung der geförderten oder gestörten Harmonie der Lebensfunctionen bezieht[10]). Hiermit verwandt ist die namentlich bei

---

1) Locke, Untersuchungen über den menschlichen Verstand, Buch II, Cap. 20.
2) Analysis of the phenomena of the human mind. 1829.
3) Principles of the psychology. 2. edit. London 1870.
4) The emotions and the will. 2. edit. London 1865.
5) Leibniz, Nouveaux essais, II, 20, § 6. Opera phil. ed. Erdmann, p. 248.
6) Hegel, Encyklopädie, III, Werke Bd. VII, 2. S. 165.
7) Wolff, Psychologia empirica, § 511, 518.
8) Ebend. § 603 sq.
9) Kant, Anthropologie, S. 144.
10) Lotze, Allgemeine Pathologie, S. 187 und Art. »Seele« in Wagner's Handwörterb. III, 1. S. 191. Später hat Lotze diese Rückbeziehung auf einen Actus unbewusster Intelligenz zurückgedrängt und nun einfach das Gefühl selbst als eine Förderung oder Störung durch den Reiz bestimmt. (Med. Psychologie, S. 234.) Hierdurch nähert sich seine Anschauung einer Modification der Kant'schen Theorie, welche W. Hamilton vertritt (Lectures on metaphysics, 5. edit., vol. II, p. 444 f.), und welcher in wieder etwas veränderter Gestalt auch Léon Dumont sich anschliesst. (Vergnügen und Schmerz.

physiologischen Schriftstellern verbreitete Ansicht, nach welcher das Gefühl eine Art des Empfindens oder Vorstellens sein soll, die theils von der Beschaffenheit der Reize theils von der Verbreitungsform der Nerven herrühre, und die sich daher nur gewissen Empfindungen und Vorstellungen anhefte, während andere frei davon bleiben [1]. Diese Ansicht hat sich augenscheinlich unter dem Einfluss der in der Physiologie herrschenden Lehre vom Gemeingefühl ausgebildet. Das letztere, also das an die Organempfindungen sich knüpfende sinnliche Gefühl, betrachtete man meistens mit E. H. Weber als die allgemeinste Form des Empfindens, die durch alle mit Empfindungsnerven versehenen Theile vermittelt werde, während nur gewisse Nerven nebenbei zur Erzeugung specifischer Sinnesempfindungen geschickt seien [2]. Auch die meisten neueren Psychologen haben sich dieser Auffassung des Gemeingefühls angeschlossen, meistens mit mehr oder weniger deutlichen Anklängen an Leibniz' dunkle Perceptionen, indem das Gemeingefühl bald als ein unmittelbares Bewusstsein unseres eigenen Bewegens und Befindens [3], bald als die Summe einer Anzahl kleiner Empfindungen [4], bald endlich als ein Kampf unzähliger sich zum Bewusstsein drängender Empfindungen [5] geschildert wird. Als eine zum Theil der erkenntnisstheoretischen Ansicht zufallende Auffassung muss ich endlich diejenige bezeichnen, die ich selbst früher vertreten habe, nach der das Gefühl überall auf einem unbewussten Schlussverfahren beruhen soll, durch welches die durch Empfindungen oder Vorstellungen hervorgerufene Veränderung unseres inneren Zustandes als eine subjective bestimmt werde [6]. Speciell die sinnlichen Gefühle sind hiernach die subjectiven Complemente der einfachen Empfindungen: was wir an diesen auf äussere Reize beziehen, wird zur objectiven Empfindung, was wir auf eine Veränderung unseres eigenen Zustandes zurückführen, wird zum Gefühl; die ganze Unterscheidung gehört daher erst dem entwickelten Selbstbewusstsein an, für das ursprüngliche Bewusstsein sollen Empfindung und Gefühl untrennbar zusammenfallen. Gegen die erkenntnisstheoretische Ansicht überhaupt ist der entscheidende Einwand der, dass sie zuerst die objective Ursache der Gefühle aufsucht, um dieselbe dann in das ursprüngliche Wesen des Gefühls zu verlegen. Wenn Wolff z. B. die Lust

---

Intern. wiss. Bibl. Leipzig 1876.) Uebrigens macht Lotze rücksichtlich der sinnlichen Gefühle noch die weitere Annahme, dass sie auf einem besonderen gefühlerzeugenden Nervenprocess beruhen (a. a. O. S. 247). Die hierfür beigebrachten Erfahrungsgründe (S. 250 f.) erklären sich grossentheils aus den im vorigen Abschnitt (S. 410) besprochenen Erscheinungen der Analgesie.

1) Domrich, Die psychischen Zustände. Jena 1849, S. 163. Hagen, Psychologische Untersuchungen. Braunschweig 1847, S. 59. Auch die Ansichten von A. Bain über die Gefühle sind diesen am nächsten verwandt.

2) E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, Handwörterb. d. Physiol. III, 2. S. 562. J. Müller, der alle Gemeingefühle mit dem Gefühlssinn der Haut vereinigte, vertritt somit im wesentlichen dieselbe Anschauung. (Handbuch der Physiologie, II. Coblenz 1840, S. 275.)

3) George, Die fünf Sinne. Berlin 1846, S. 44 f. und Lehrbuch der Psychologie. Berlin 1854, S. 231. Verwandt ist Trendelenburg's Lehre vom unmittelbaren Bewusstsein der Muskelbewegungen (Logische Untersuchungen, 2. Aufl., I, S. 285 f.).

4) Lotze, Medicinische Psychologie, S. 281.

5) Waitz, Grundlegung der Psychologie Hamburg und Gotha 1846, S. 64, und Lehrbuch der Psychologie. Braunschweig 1849, § 9 und 10.

6) Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 2.

eine intuitive Erkenntniss der Vollkommenheit nennt, so hat er zuerst das objectiv Angenehme als das Vollkommene bestimmt, was nebenbei bemerkt die weitere Verwechslung eines sinnlichen und ethischen Begriffs in sich schliesst, worauf dann das Gefühl in irgend einer, wenn auch dunkeln, Erkenntniss dieses Begriffs bestehen soll. Dabei ist aber offenbar der wirkliche Vorgang umgekehrt: das Gefühl ist sicherlich etwas viel ursprünglicheres als der Begriff des Angenehmen oder Unangenehmen; es ist wahrscheinlich, dass das Gefühl der erste Wegweiser zur Erfassung dieses Begriffes ist, aber nimmermehr, dass das Gefühl aus dem Begriff hervorgeht. In jenen Modificationen der erkenntnisstheoretischen Ansicht, welche von einer Förderung und Hemmung der Lebensfunctionen u. dgl. reden [1], ist diese Umkehr mehr verdeckt, aber sie ist trotzdem vorhanden. Die äussern Reize, aus denen die sinnlichen Gefühle hervorgehen, mögen im einen Fall fördernd, im andern hemmend in die Functionen eingreifen; aber das Gefühl selbst besteht nicht in dieser Förderung oder Hemmung. Auch diese Definition hat daher nur einen Sinn, wenn man in das Gefühl selbst eine intuitive Erkenntniss der Förderung oder Hemmung verlegt, und das ist wieder dieselbe Verwechslung, als wenn man das Gefühl mit dem Begriff des objectiv Angenehmen oder Unangenehmen, Vollkommenen oder Unvollkommenen identisch setzt.

Nach der zweiten Hauptansicht ist das Gefühl weder Empfindung noch Vorstellung noch eine aus Empfindungen und Vorstellungen geschöpfte Erkenntniss, sondern es beruht stets auf einer Wechselwirkung der Vorstellungen. Bezeichnet man mit HERBART die Empfindungen als elementare Vorstellungen, so entspringen demnach die Gefühle nicht aus den Vorstellungen selbst sondern aus dem Verhältniss der Vorstellungen zu einander. Auch die Keime zu dieser Ansicht sind wohl uralt, indem gewisse ästhetische Gefühle, wie z. B. diejenigen, welche an die Tonintervalle geknüpft sind, längst auf ein Verhältniss der Einzelvorstellungen zu einander zurückgeführt wurden [2]. Auf alle Formen des Gefühls hat aber erst HERBART [3]) diese Theorie ausgedehnt. Er unterscheidet Gefühle, die an die Beschaffenheit des Gefühlten geknüpft sind, von solchen, die von der Gemüthslage abhängen. Zu den ersteren rechnet er die ästhetischen und die sinnlichen Gefühle, welche beide darauf beruhen sollen, dass sie sich aus Partialvorstellungen zusammensetzen, die aber nur bei den ästhetischen Gefühlen sich deutlich im Bewusstsein von einander sondern lassen, während sie bei den sinnlichen Gefühlen ungesondert verbleiben. Aus der Gemüthslage dagegen entspringen die Affecte [4]. Indem HERBART einerseits den Einfluss, welchen die Bewegung der Vorstellungen im Bewusstsein auf die Gemüthsstimmung ausübt, und anderseits die Bedeutung, die bei der ästhetischen Wirkung gewissen Verhältnissen der Vorstellungen zu einander zukommt, hervorhob, hat er auf eine Seite der Gefühlsbedingungen hingewiesen, welche in den bisherigen Theorieen nicht gehörig beachtet war. Aber seine eigene Theorie musste nicht minder einseitig werden, da er dieses Moment zum einzigen Angelpunkt der Gefühle machte. Dies gab sich auf doppelte Weise zu

1) HAGEN, WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie, II, S. 746. ULRICI, Leib und Seele. Leipzig 1866, S. 448.

2) ARISTOTELES de anima III, 2.

3) Lehrbuch zur Psychologie und Psychologie als Wissenschaft. HERBART's Werke, Bd. 5 und 6.

4) A. a. O. VI, S. 110. Vgl. ausserdem V, S. 869, 378, 394, 438.

erkennen: erstens in der ungenügenden Erklärung zahlreicher Gefühlszustände. Von den Affecten behauptet HERBART, sie seien bloss von der gegenseitigen Förderung oder Hemmung der Vorstellungen abhängig, nicht vom Inhalt des Vorgestellten. Eine unbefangene Beobachtung wird aber niemals zugeben, dass Freude und Trauer, Hoffnung und Furcht bloss formale Gefühle seien, bei denen der qualitative Inhalt unserer Vorstellungen nicht in Betracht komme. Bei den sinnlichen Gefühlen vollends hat HERBART die Entstehung aus einem Verhältniss von Partialvorstellungen willkürlich angenommen und sich mit der Behauptung, dieses Verhältniss gelange nicht zum Bewusstsein, auf bequeme Art der näheren Nachweisung entzogen. In letzterer Beziehung sind daher auch nicht alle Jünger HERBART's dem Meister treu geblieben, sondern einige Psychologen seiner Schule haben das sinnliche Gefühl als »Ton der Empfindung« völlig mit der Empfindung verschmolzen und von den eigentlichen Gefühlen getrennt[1]). Verwandt mit der Ansicht HERBART's ist die BENEKE's, nach welcher das Gefühl in dem unmittelbaren Sich-gegen-einander-messen der Seelenthätigkeiten bestehen soll. Auch hier wird das Gefühl von dem Inhalte der Empfindungen und Vorstellungen unterschieden und auf das Verhältniss derselben zu einander bezogen[2]). Beiden Theorieen liegt die richtige Einsicht zu Grunde, dass die einzelne Empfindung und Vorstellung, insofern sie durch ihren Inhalt eine bestimmte Erkenntniss vermittelt, kein Motiv für ein Gefühl mit sich bringt, sie suchen daher dieses auf das äussere Verhältniss der Vorstellungen zu einander zurückzuführen. Aber warum dieses Verhältniss als Lust und Unlust oder in den verschiedenen Gegensätzen der ästhetischen Gefühle von uns aufgefasst werden müsse, dies wird nicht im geringsten klar. In der eigenthümlichen Form dieser Gegensätze liegt vielmehr die bestimmte Hindeutung, dass zu dem objectiven Factor der Vorstellungen und ihrer Wechselwirkung ein zweiter, subjectiver Factor hinzutreten müsse, mit andern Worten, dass nicht das Verhältniss der Vorstellungen unter sich, sondern ihre Beziehung zu dem gemeinsamen Schauplatz aller Empfindungen und Vorstellungen, zum Bewusstsein, erst das Gefühl begründet. Hier hängt die Schwäche der HERBART'schen Theorie unmittelbar mit seiner einseitigen Auffassung der Apperception zusammen, auf die wir später (in Abschnitt IV) zurückkommen werden.

Von der Einsicht in die Wichtigkeit jenes subjectiven Factors für das Gefühl wird nun die dritte Hauptansicht wesentlich getragen. Sie drückt dies so aus, dass sie das Gefühl als den Zustand bezeichnet, in welchen die Seele durch ihre Empfindungen und Vorstellungen versetzt werde. Das Gefühl ist ihr daher die subjective Ergänzung der objectiven Empfindungen und Vorstellungen. Sobald in dem Gefühl nicht bloss ein Zustand der Seele sondern zugleich die Auffassung dieses Zustandes als eines subjectiven gesehen wird, so liegt darin ausserdem eine Verbindung mit der ersten Hauptansicht, da eine solche Auffassung immer eine, wenn auch dunkle, Erkenntniss voraussetzt; das Gefühl ist dann nur im entwickelten Selbstbewusstsein möglich. Auch die Grundlagen zu dieser Theorie finden sich schon bei PLATO und ARISTOTELES; aber in der älteren Psychologie vermengt sie sich fortwährend mit der erkennt-

1) W. F. VOLKMANN, Grundriss der Psychologie. Halle 1856, S. 55. NAHLOWSKY, Das Gefühlsleben, S. 27.

2) BENEKE, Psychologische Skizzen, I. Göttingen 1825, S. 31. Lehrbuch der Psychologie, 3. Aufl. Berlin 1861, S. 170.

nisstheoretischen Ansicht. KANT, der in seiner Kritik die objectiven und subjectiven Elemente des Erkennens schärfer als früher zu sondern versuchte, hat denn auch die rein subjective Bedeutung des Gefühls entschiedener betont, und seine Auffassung ist bei den nicht zur HERBART'schen Schule gehörigen Psychologen, darunter auch bei einzelnen, die ihr sonst nahe stehen, zur herrschenden geworden. Aber diese Theorie greift auf die metaphysische Substanz der Seele bei einem Punkt der Untersuchung zurück, wo hierzu weder der Anlass geboten noch auch wegen der sonstigen Vorbedingungen für die Bestimmung jenes Begriffs schon Raum ist. Will man sich nun auf das beschränken was erfahrungsmässig dem subjectiven Bestimmtsein durch die objectiven Empfindungen und Vorstellungen zu Grunde liegt, so bleibt wieder nur das Selbstbewusstsein. Darnach würde das Gefühl als diejenige Seite der Vorstellung zu definiren sein, welche das Selbstbewusstsein auf den eigenen Zustand des vorstellenden Subjects bezieht. Da in solcher Beziehung ein Erkenntnissact liegt, so wird nach dieser Anschauung das Gefühl zugleich Product einer dunkeln oder unbewussten Erkenntniss[1]. Aber dem widerstreitet, wie schon oben bemerkt, dass das Gefühl zu den ursprünglichsten innern Erfahrungen gehört, während das Selbstbewusstsein verhältnissmässig spät sich entwickelt, und wohl mit Recht hat neuerdings A. HORWICZ hervorgehoben, dass im Gegentheil das Gefühl auf die Ausbildung des Bewusstseins höchst wahrscheinlich von bestimmendem Einflusse ist[2]. Doch die Thatsache bleibt bestehen, dass, nachdem sich das Selbstbewusstsein entwickelt hat, den Gefühlen jene subjective Beziehung innewohnt. So sehen wir uns denn auf die **Grundlage** des Selbstbewusstseins, das heisst auf die ursprüngliche Thätigkeit der Apperception hingewiesen.

Eine eigenthümliche Auffassung, welche in gewissem Sinne den directen Gegensatz bildet zu der HERBART'schen Ansicht, hat in neuerer Zeit A. HORWICZ[3] ausführlich zu begründen gesucht. Er sieht die Gefühle als selbständige, und zwar als die ursprünglichsten inneren Zustände an, aus denen sich erst die Empfindungen und Vorstellungen entwickeln sollen. Diese Ansicht beruht, wie ich glaube, darauf, dass ihr Urheber unter Empfindung nur die gefühlsfreie Empfindung, unter Gefühl aber die gefühlsstarke Empfindung versteht. Die empirischen Beweise, welche HORWICZ für das Vorausgehen der Gefühle beibringt, scheinen mir übrigens ebenso bestreitbar zu sein wie seine Folgerungen aus gewissen physiologischen Sätzen[4].

---

1) Die hier angedeutete Modification der dritten Hauptansicht ist es, die ich in meinen »Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele« der Erörterung der Gefühle zu Grunde gelegt habe. Vgl. oben S. 496.

2) A. HORWICZ, Psychologische Analysen auf physiologischer Grundlage, I. Halle 1872, S. 231 f.

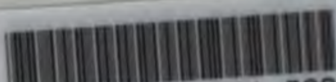
3) Psychologische Analysen, II, 2. Magdeburg 1878.

4) Vgl. Vierteljahrsschrift f. wiss. Philosophie, III, S. 129, 308 und 342.

Berichtigungen.

Seite 94, Zeile 10: statt Untersuchungen lies Unterbrechungen.
- 411, Anm. 3, Zeile 2: statt Hunderttausendtheilen lies Zehnmilliontheilen eines Millimeter.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


3 2044 024 431 389


WIDENER
AUG 0 8 2004
BOOK DUE


WIDENER
BOOK DUE
CANCELLED


WIDENER
AUG 0 8 2004
BOOK DUE

